UNIVERSITE DE STRASBOURG
FACULTÉ DE PHARMACIE

Année: 1937-1938 N° 4

MORPHOLOGIE ET BIOLOGIE FLORALES CHEZ LES DIPSACACÉES

THÈSE

PRÉSENTÉE ET SOUTENUE PUBLIQUEMENT LE JANVIER 1938
A LA FACULTÉ DE PHARMACIE DE STRASBOURG
POUR OBTENIR LE DIPLOME SUPÉRIEUR DE PHARMACIEN

PAR

PAUL JAEGER
DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES
ASSISTANT A LA FACULTÉ DE PHARMACIE DE STRASBOURG

Examinateurs de la Thèse.

MM. P. LAVIALLE, Professeur, Président
A. SARTORY, Professeur
A. GUILLAUME, Professeur
} Juges

COLMAR
IMPRIMERIE «ALSATIA»
1938

UNIVERSITE DE STRASBOURG
FACULTÉ DE PHARMACIE

Année: 1937-1938 N° 4

MORPHOLOGIE ET BIOLOGIE FLORALES CHEZ LES DIPSACACÉES

THÈSE

PRÉSENTÉE ET SOUTENUE PUBLIQUEMENT LE JANVIER 1938
A LA FACULTÉ DE PHARMACIE DE STRASBOURG
POUR OBTENIR LE DIPLOME SUPÉRIEUR DE PHARMACIEN

PAR

PAUL JAEGER

DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES
ASSISTANT A LA FACULTÉ DE PHARMACIE DE STRASBOURG

Examinateurs de la Thèse :

MM. P. LAVIALLE, Professeur, Président
A. SARTORY, Professeur
A. GUILLAUME, Professeur } Juges

COLMAR
IMPRIMERIE «ALSATIA»
1938

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

FACULTÉ DE PHARMACIE

ADMINISTRATION

MM. A. SARTORY, *Doyen*, C. ✻, I. ✪, C. ❁
VOLMAR, *Assesseur* ⚜
CUVIER, *Secrétaire*, I. ✪

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

DOYEN HONORAIRE

M. JADIN, O. ✻, I. ✪, ❁

PROFESSEURS

MM.	A. SARTORY, C. ✻, I. ✪, C. ❁	Bactériologie
	LAVIALLE, ✻, I. ✪, ❁	Botanique
	VOLMAR, I. ✪	Chimie organique
	GUILLAUME, ✻, ⚕, I. ✪, ❁	Pharmacie galénique
	LAPP, I. ✪	Chimie analytique
	CORDIER, chargé de cours ✪	Pharmacie chimique
	R. SARTORY, chargé de cours ✪ ..	Matière médicale

PROFESSEUR HONORAIRE

M. JADIN, O. ✻, I. ✪, ❁

COURS COMPLÉMENTAIRES

MM.	A. SARTORY	Hygiène
	LAVIALLE	Hydrologie
	VOLMAR	Chimie minérale
	GUILLAUME	Zoologie
	LAPP	Physique
	EISENMANN	Législation et Déontologie
	CORDIER	Chimie biologique
	R. SARTORY	Cryptogamie
	DUQUENOIS	Toxicologie

CHEFS DE TRAVAUX PRATIQUES

MM.	R. SARTORY	Bactériologie et Parasitologie
	COLLARD, I. ✪, ⚕	Chimie pharmaceutique
	BOHN, A. ✪	Histoire naturelle
	DUQUENOIS	Chimie et Physique

INTRODUCTION

Dans une étude antérieure (28), relative à la répartition et à l'évolution du sexe dans la famille des Dipsacacées, nous avons été amené à constater l'existence d'une marche évolutive dans deux sens différents : de l'hermaphrodisme vers l'unisexualité femelle d'une part, de l'hermaphrodisme vers l'unisexualité mâle d'autre part. Les étapes intermédiaires à franchir entre l'hermaphrodisme initial et l'unisexualité mâle et femelle sont l'androdimorphisme et le gynodimorphisme.

La signification biologique de ce polymorphisme, souvent fort complexe, des états sexuels présentés par les Dipsacacées étant ainsi élucidée, il convient de la compléter par l'étude approfondie de l'appareil floral des plantes de cette famille.

Dans le présent travail, nous nous proposons d'étudier la morphologie et la biologie florale des Dipsacacées, l'*anatomie* ainsi que le *fonctionnement* des divers dispositifs qui permettent la pollinisation, c'est-à-dire la ou les modalités qui assurent le transport de l'agent fertilisant mâle sur l'organe femelle, le stigmate.

Grâce aux travaux de savants biologistes, tels que : KOELREUTER (33), SPRENGEL (46), VAUCHER (52), DARWIN (7 *à* 11), HILDEBRAND (22 à 26), DELPINO (12, 13) MULLER (39), NAEGELI (40), BONNIER (2), KERNER von MARILAUN (32), KIRCHNER (29, 30), nous savons combien les structures florales peuvent être complexes. Dans la majorité des cas, l'autogamie, qui nécessite l'union des éléments sexuels d'une même plante, est irréalisable : soit que les deux éléments n'arrivent pas à maturité en même temps, soit qu'il y ait des dispositifs floraux, tels qu'ils réalisent de véritables obstacles au rapprochement des organes sexuels. Dans ces cas, l'allogamie seule est possible : elle réside dans l'union entre les éléments sexuels de fleurs différentes; cette union pouvant intéresser les éléments produits par des fleurs portées par un même pied (gitonogamie), ou bien les éléments sexuels de fleurs appartenant à des individus dif-

férents (xénogamie). Des agents intermédiaires comme l'eau, le vent, les insectes, les oiseaux sont indispensables pour assurer cette pollinisation allogamique. Les structures allogamiques les plus curieuses sont, sans contredit, celles que DARWIN a découvertes chez des Orchidées exotiques comme *Bolbophyllum, Caleana, Catasetum, Coryanthes* (9 pp. 117, 76, 220, 149).

De plus, ce même auteur a constaté au cours de ses recherches sur les effets de la pollinisation xénogamique (fécondation croisée), que les graines issues de croisement donnent naissance à des plantes qui l'emportent en vigueur et en fécondité sur celles issues d'une fécondation autogamique. La structure florale conditionnant l'allogamie serait donc, pour cet auteur, un progrès par rapport à la structure florale conditionnant l'autogamie. A la suite d'une longue série évolutive, la pollinisation directe est ainsi devenue impossible et remplacée par la pollinisation indirecte, plus profitable à l'espèce. Une fois apparues, les dispositifs favorables à la fécondation croisée se sont fixés, grâce à la sélection naturelle (10; p. 447).

Le dogme darwinien eut pour conséquence que le domaine de la Biologie Florale devint un terrain propice aux spéculations finalistes. On cherchait à connaître quelle pouvait être l'utilité de telle ou telle particularité dans une structure florale, quel service elle pouvait rendre à la pollinisation croisée. PORSCH (40ter) indique le danger d'une telle conception qui risque de faire dévier la biologie florale de son but véritable.

Nos connaissances actuelles sur la sexualité des plantes supérieures sont en désaccord avec les vues de DARWIN sur la supériorité des descendants issus de fécondation croisée. Si DARWIN obtenait au moyen de la pollinisation xénogamique une descendance plus vigoureuse, c'est qu'il opérait sur des plantes cultivées, des hybrides qui sont le plus souvent auto-stériles, et où la pollinisation xénogamique ne pouvait être qu'avantageuse. Or, la biologie moderne nous apprend que si l'on opère avec des races pures, le croisement ne paraît guère avantageux. La descendance ne conserve sa fertilité et sa vigueur que si les éléments sexuels se correspondent. *Les espèces pures ne tirent aucun avantage du croisement.* Ainsi MARTENS (38) a montré, tout récemment, que chez *Parnassia palustris*, considérée comme tout particulièrement adaptée à la pollinisation croisée entomophile, « *les graines obtenues par pollination directe montrent des mérites supérieurs à ceux des graines obtenues par croisement...* »

Ainsi, nous sommes amené à admettre que la Biologie Florale comporte l'étude de la morphologie florale en rapport avec la pollinisation. Elle fait donc avant tout appel à l'observation.

Les Dipsacacées soumises à notre étude sont les suivantes :

Dipsacus silvestris MILL,
» *laciniatus* L.,
» *pilosus* L.,
Knautia silvatica DUBY,
Knautia arvensis COULT.,
Succisa pratensis MOENCH,
Cephalaria tatarica SCHRAD.,
Morina longifolia WALL.

Ces diverses espèces ont été étudiées soit au Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie, soit à celui de la Faculté des Sciences de Strasbourg. Dans le cas des espèces indigènes, les résultats obtenus au jardin furent vérifiés sur des individus vivant dans leur milieu naturel. De plus, pour avoir des résultats comparables, tous nos examens ont été effectués par beau temps : les journées de grand soleil étaient en effet très nombreuses pendant l'été 1935, époque où nous avons effectué la plupart de nos observations. Pendant la floraison de l'année 1936, les résultats acquis antérieurement furent vérifiés et complétés.

Au cours de nos recherches, nous avons enregistré les variations de la température au cours de la journée, ainsi que celles de l'intensité lumineuse (ombre ou soleil).

Nous divisons notre travail en cinq chapitres. Le premier est consacré à l'étude de la Morphologie et de la Biologie florale dans le genre Dipsacus. Nous étudions séparément, dans trois sous-chapitres: Dipsacus silvestris, D. laciniatus, D. pilosus.

Le genre Knautia fait l'objet du deuxième chapitre, qui est également subdivisé en deux sous-chapitres : Knautia silvatica, Kn. arvensis.

Les genres Succisa, Cephalaria, Morina sont étudiés dans le troisième, quatrième et cinquième chapitre.

Nous terminons par un résumé et des conclusions.

L'étude de chaque espèce comprendra deux sub-divisions: 1) la *morphologie florale*, et 2) la *biologie florale*. Pour comprendre le fonctionnement d'un appareil, on est dans l'obligation de connaître son anatomie, sa morphologie. Aussi ferons-nous précéder l'étude du mécanisme des diverses pièces florales par une notice succinte de morphologie, où nous passerons en revue les divers dispositifs pouvant intervenir, d'une façon ou d'une autre, au cours de la pollinisation.

Dans la sub-division de la *biologie florale*, nous considérerons séparément : 1) le cas des fleurs prises isolément; 2) le cas des fleurs groupées en capitules. Dans le cas des fleurs considérées individuellement, nous mettrons en lumière l'ensemble des phéno-

mènes qui s'accomplissent à l'intérieur d'une fleur, depuis le moment de son épanouissement jusqu'à celui de sa chute. Ce sont : le mouvement staminal, la durée de l'état mâle, le moment de l'établissement et la durée de l'état femelle, les rapports chronologiques existant entre ces deux états et plus spécialement la durée de l'état neutre, ainsi que le temps de séjour d'une fleur épanouie à la surface d'un capitule et les facteurs qui font varier ce temps. Les agents de la pollinisation croisée seront également pris en considération. Des dessins de fleurs isolées illustreront la marche des phénomènes.

Dans le cas des capitules, nous analyserons tous les phénomènes qui surviennent pendant le laps de temps qui s'écoule entre l'épanouissement de la première fleur et la chute de la dernière. Ces observations seront relatives aux divers modes de propagation des ondes d'épanouissement à la surface de l'inflorescence et aux conséquences qui en découlent quant à la sexualité du capitule aux diverses époques de l'anthèse : séparation ou superposition des états sexuels mâle et femelle avec intercalation ou non d'un état neutre. Nous étudierons les possibilités des divers modes de pollinisation à la surface d'un capitule : autogamie, gitonogamie, xénogamie. Ici aussi, il sera tenu compte du rôle des insectes.

Dans le cas des espèces *gynodioïques* [1]), nous nous demanderons comment se comportent les capitules unisexués femelles par rapport aux hermaphrodites.

Des photographies représenteront des inflorescences aux divers stades de leur anthèse.

Au cours de l'étude de la biologie de ces capitules, nous avons été amené, pour plus de précision dans l'exposé, à distinguer différentes zones à la surface d'une inflorescence. Le schéma ci-dessous rend compte de la position respective de ces diverses régions.

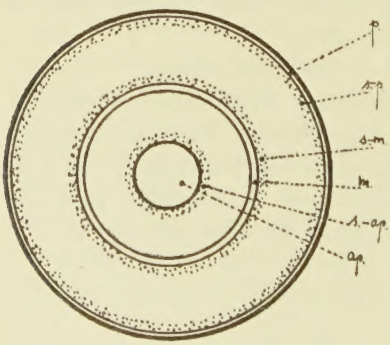


Fig. 1. — *Schéma destiné à permettre la description de l'anthèse des fleurs des diverses régions d'un capitule :*

p, *zone périphérique ou basale;*
s.-p., *zone sub-périphérique;*
s.-m., *zone sous-moyenne;*
m., *zone moyenne;*
s.-ap., *zone sous-apicale;*
ap., *zone apicale ou centrale.*

1) Etat sexuel d'une espèce comportant deux catégories d'individus : 1) individus portant des fleurs hermaphrodites; 2) individus ne portant que des fleurs femelles.

Les dessins représentant des fleurs isolées (le calice et la partie ovarienne n'ont pas été figurés, parce qu'ils ne présentent aucune utilité pour la compréhension des phénomènes que nous étudions) ont été effectués par projection.

Avant d'exposer les résultats de notre travail, nous tenons à exprimer notre vive reconnaissance à notre Maître, *M. Lavialle*, Professeur de Botanique à la Faculté de Pharmacie de Strasbourg. Depuis le jour où il nous fit l'honneur de nous choisir comme assistant, il n'a cessé de nous guider et de nous donner des marques d'affectueuse bienveillance. Nous le prions de bien vouloir croire à notre très sincère attachement.

Notre reconnaissance va également à M. le Professeur *Sartory*, Doyen de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg, qui a bien voulu accepter d'être membre du jury de notre thèse. Qu'il soit assuré de notre très respectueux dévouement.

Nous tenons à exprimer notre très vive gratitude à M. le Professeur *Guillaume*, notre Maître de Pharmacie *Galénique*, pour la grande amabilité qu'il n'a cessé de nous témoigner.

Notre dette est particulièrement grande envers tous nos Maîtres de la Faculté de Pharmacie et de la Faculté des Sciences de Strasbourg; particulièrement à l'égard de M. le Professeur *Terroine*, Directeur de l'Institut de Physiologie générale, et de M. le Professeur *Chermezon*, de l'Institut Botanique. — Nous leur gardons un bien reconnaissant souvenir.

Nous n'oublierons pas les précieux conseils que nous devons à M. *Bohn*, Chef des Travaux de Micrographie à la Faculté de Strasbourg. — Nous le prions de trouver ici l'expression de nos plus vifs remerciements.

M. *Huber*, de l'Institut de Géologie, a mis à notre service ses talents de photographe et a droit aussi à prendre place parmi ceux qui nous ont aimablement aidé.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548006_0033

CHAPITRE I

Genre Dipsacus L.

SOUS-CHAPITRE I

DIPSACUS SILVESTRIS

Les individus de *Dipsacus silvestris* qui nous ont permis de faire nos observations de biologie florale, sont ceux du Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg. Les uns se trouvent sur un talus inculte et caillouteux qui limite ce jardin sur un des côtés : ces plantes s'y trouvent dans des conditions très voisines des conditions naturelles. En effet, elles s'y resèment spontanément, de sorte que nous avions un grand nombre de pieds à notre disposition. Les autres se trouvent sur les plates-bandes réservées aux diverses familles, et où *Dipsacus silvestris* vit en compagnie d'autres représentants de la famille des Dipsacacées.

Nos observations ont commencé dès le début de l'époque de floraison de cette espèce. Les fleurs de cette plante s'épanouissent en effet dès la première moitié du mois de juillet; la floraison se poursuit d'une façon continue pendant tout le reste de l'été, et arrive à son déclin aux mois d'août-septembre.

MORPHOLOGIE FLORALE

Les capitules cylindro-ovoïdes de *Dipsacus silvestris* comprennent un réceptacle en fuseau supportant les bractées-mères; à l'aisselle de ces dernières surgissent les fleurs : « *les capitellules uniflores* » de Van Tieghem (50, p. 151). A la base de l'ensemble se trouvent les bractées de l'involucre. Nous passerons rapidement en revue les particularités que présentent ces divers organes.

Le Réceptacle mesure une longueur de 6 à 7 cm pour un capitule de dimensions moyennes; il atteint sa largeur maxima (1,3 à

1,5 cm) au niveau de la région médiane du fuseau. Vers le sommet il se termine en pointe. Vers la base il fait suite au pédoncule floral. La région externe de cet organe sert de surface d'insertion aux bractées et aux fleurs. Elle est constituée, au moment de la maturité des akènes, par une lame mince et résistante contenant les faisceaux libéro-ligneux ainsi que des éléments fibreux de soutien. A l'intérieur de cette carapace se trouve une vaste cavité comblée par un tissu spongieux, lâche, de couleur blanche au moment de la floraison, terne en automne, brune en hiver. Les pieds de *Dipsacus silvestris* ayant fleuri en été et fructifié en automne, restent dressés durant tout l'hiver et ne sont désintégrés que beaucoup plus tard (certains restent même dressés au cours du deuxième hiver). La cavité réceptaculaire de 25 à 30 capitules examinée au début de janvier, à la colline de Wangen, hébergeit chaque fois une chenille blanche à tête noire (Sésidé).

Les Bractées de l'Involucre, ou bractées-mères du capitule, au nombre de 15 à 20 par capitule de dimensions moyennes, sont de grandeurs inégales. Les plus courtes (3 à 4 cm.) se développent dans le sens horizontal; elles sont faiblement ou peu arquées vers le haut. Les plus longues prennent une direction ascendante et convergente vers le sommet du capitule qu'elles arrivent souvent à dépasser. Cette catégorie de bractées possède quelquefois une double courbure en S. Les pièces de l'involucre, larges de 3 à 4 mm au niveau de leur point d'insertion, se terminent en pointe très fine, souvent longuement effilée dans leur partie distale. Du côté dorsal, la nervure médiane est munie de pointes fortes, de 3 à 4 mm de long. Très serrées dans la partie basale, ces pointes deviennent de plus en plus distantes et petites à mesure que l'on s'approche de l'extrémité, pour y disparaître complètement. Les bords latéraux de chaque bractée sont pourvus de pointes moins fortes et moins nombreuses.

Les Bractées-Mères des Fleurs. — Ce sont des feuilles transformées en vue de la protection des organes naissant à leur aisselle. De couleur verdâtre au moment de l'anthèse, elles deviennent ternes et de consistance scarieuse après la fécondation. Ces éléments ont une forme en cornet ouvert vers l'intérieur. La nervure médiane de ces organes dépasse le corps même de la bractée pour s'y résoudre en une pointe flexible très légèrement arquée et à concavité inférieure. A sa base, cette pointe est munie de cils. De plus, ces bractées dépassent les fleurs. C'est là une différence essentielle avec *Dipsacus fullonum* Mill., *où « les bractées placées entre les fleurs ont à peu près la même longueur que les fleurs, et sont brusquement terminées par une pointe recourbée en dehors »* (3, Bonnier, vol. V, p. 58). La longueur totale des bractées de *Dipsacus silvestris* est de 17 à 20 mm : celle des fleurs n'est que de 12 à

13 mm Cette longueur des bractées est la même, quelle que soit la région du capitule envisagée, sauf dans la région apicale où l'accroissement exagéré de la pointe terminale les amène à 24 ou 26 mm.

Les Fleurs. — Les fleurs de couleur bleu-lilas sont, suivant la taille du capitule, au nombre de 500 à 1.500. Quand les boutons floraux sont déjà très avancés, on remarque que les jeunes fleurs sont disposées sur des lignes hélicoïdales à la surface du capitule, lignes qui convergent vers la partie apicale de ce dernier.

Construite sur le type 4, la corolle gamopétale a le lobe de son pétale médian-antérieur plus long que les deux latéraux qui, eux-mêmes, l'emportent sur le lobe du pétale médian-postérieur. Il en résulte un certain degré, assez faible, de zygomorphisme qui ne change pas, quelle que soit la région envisagée. En effet, la différence de hauteur (indice zygomorphique) entre le sommet du pétale antérieur et celui du pétale postérieur est toujours de 1 à 1,5 mm.

Une fleur épanouie de *Dipsacus silvestris* provenant soit des régions intermédiaires, soit de la région basale, atteint une longueur (évaluée en mm de la base du tube corollin à l'extrémité du plus long des lobes de la corolle) qui oscille entre 12 et 13 mm; les plus petites que nous ayons rencontrées mesuraient 11 mm et les plus grandes 13,5 mm. Celles provenant de la région apicale étaient d'une longueur légèrement plus réduite; elles ne mesuraient que de 9,5 à 11 mm.

L'Androcée. — L'androcée, au même titre qu'une fleur considérée isolément, est symétrique par rapport à un plan : des 4 étamines, les deux postérieures sont nettement plus longues que les deux antérieures; la paire postérieure dépasse la paire antérieure de 1 à 1,5 mm et cela sur toute la surface du capitule.

Les étamines d'une fleur de *Dipsacus silvestris* comprennent un filet courbé en crosse dans le bouton floral. Après l'épanouissement, le filet dressé mesure 6 mm pour les étamines de la paire postérieure et 5 mm environ pour celles de la paire antérieure. Ces filets portent des anthères introrses.

Les quatre anthères sont d'un rose bleu avant la déhiscence; elles se placent obliquement ou horizontalement par rapport au filet et livrent un pollen granuleux d'un gris brillant. Pendant ce temps, les parois des anthères deviennent d'un bleu un peu plus foncé que celui qui caractérise l'extrémité des lobes des pétales. Cette couleur est surtout bien apparente au moment où tout le pollen a été enlevé par les insectes.

Les anthères en déhiscence, portées par des filets dressés, se placent à 3 ou 4 mm au-dessus du niveau de la corolle. De l'extrémité inférieure du tube corollin jusqu'au niveau des étamines dres-

sées à anthères en déhiscence, il y a donc une distance de 15 à 16 mm. Or, nous savons que la longueur des bractées-mères des fleurs atteint en moyenne 17 à 18 mm; aussi les anthères en déhiscence affleurent-elles juste au-dessous de l'extrémité pointue de ces organes. Cette disposition, très caractéristique, se vérifie pour les diverses régions d'un capitule de *Dipsacus silvestris* (région médiane et région basale), sauf pour la région apicale où les anthères sont dominées de beaucoup (plus de 10 mm) par les pointes des bractées-mères.

Le Style. — En ce qui concerne le style de cette espèce, Muller (39, p. 367) dit qu'il est divisé en deux branches qui, sur leur face interne, sont garnies de papilles stigmatiques. Une des deux branches peut être partiellement ou complètement avortée. C'est le cas le plus fréquemment rencontré par nous. A la veille de l'épanouissement d'une fleur, le style mesure en moyenne 6 mm de long; au moment de la réceptivité du stigmate, il mesure 13 à 14 mm. La branche stigmatique, *blanche*, étant recourbée du côté du pétale postérieur, se trouve alors à environ 2 mm au-dessus de l'extrémité du lobe du pétale médian-antérieur, ce qui place le stigmate à un niveau légèrement plus bas que les anthères en déhiscence.

BIOLOGIE FLORALE

Le diagramme de Günthart (18, p. 240) montre que l'épanouissement des fleurs d'un capitule de *Dipsacus silvestris* débute par une zone moyenne et, de là, gagne les régions supérieure et inférieure du capitule. Cette particularité a été signalée également pour *Dipsacus fullonum* par Kirchner (29). Elle fut confirmée par nous pour toutes les inflorescences de *Dipsacus silvestris* que nous avions à notre disposition. A partir d'une zone circulaire privilégiée initiale, qui se trouve un peu au-dessus de la région équatoriale du capitule, région qui coupe le réceptacle un peu au-dessus de sa partie la plus dilatée, deux ondes d'épanouissement se dirigent en deux directions opposées : l'une ascendante, centripète, avance vers la région apicale, alors que l'autre descendante, centrifuge, gagne les régions basales (pl. II).

Nous avons cherché à connaître le temps nécessaire à ces deux ondes d'épanouissement pour parcourir toute la surface du capitule. A cet effet, un capitule dont l'axe mesurait 6 cm de long a été étudié. Les fleurs de la zone circulaire initiale s'épanouissaient dans la matinée du 26 juillet; les deux ondes parties de cette région initiale arrivaient à leur terme dans la matinée du 2 août, soit au bout de huit jours.

A la colline de Wangen, nous avons eu l'occasion d'observer des capitules appartenant à cette même espèce qui, comme le signale Bonnier (3, p. 57), étaient caractérisés par une deuxième onde d'épanouissement : « *La floraison d'un capitule commence dans sa région moyenne, puis, de là, s'avance en même temps vers la base et vers le haut; une seconde zone d'épanouissement se manifeste ensuite tout à fait à la base du capitule et se porte à la rencontre de la partie descendante de la zone d'épanouissement située plus haut.* »

Histoire biologique de fleurs de Dipsacus silvestris prises isolément

Nous examinerons dans ce chapitre quelle est la durée de séjour d'une fleur à la surface du capitule, depuis le moment de son épanouissement jusqu'à celui de la chute de la corolle, et quels sont les différents stades par lesquels elle passe pendant ce temps. Nous nous sommes adressé à cet effet à des fleurs provenant des trois régions privilégiées d'un capitule : *région moyenne*, *région apicale* et *région basale*. L'étude a été entreprise dans les premiers jours du mois d'août : les plantes étant exposées au soleil de 9 h. à 15 h., la température étant 11° à 7 h., 13° à 8 h., 23° à 9 h., 26° à 10 h., et 25° à 16 h.

Etude de fleurs de la zone moyenne

1^er^ août à 7 h. — Les lobes de la corolle sont encore appliqués les uns contre les autres.

7 h. 15 — Les *deux étamines postérieures* dépassent légèrement le lobe médian-antérieur un peu soulevé.

8 h. 00 — Les *deux étamines postérieures* ont dépassé la corolle, mais leurs filets sont encore flasques. Les deux anthères penchent fortement en avant.

8 h. 30 — Les *deux étamines postérieures* sont de beaucoup au-dessus du lobe médian-antérieur; leurs filets sont encore un peu courbes, alors que les anthères sont déjà en déhiscence. A ce moment, les *deux étamines antérieures* sont légèrement au-dessus de l'extrémité du lobe corollin antérieur.

8 h. 35 — L'*anthère antérieure gauche*, en déhiscence, dépasse le lobe du pétale antérieur, mais il présente encore une forte courbure du filet.

8 h. 40 — *L'anthère antérieure droite* est en déhiscence et sortie du tube corollin. Les *deux postérieures* surplombent fortement les deux antérieures.

9 h. 00 — Le pollen est presque entièrement enlevé par les insectes. Les filets sont encore légèrement courbés.

9 h. 40 — Les filets ne sont pas encore complètement dressés, mais le pollen est déjà enlevé.

10 h. 15 — Les étamines sont dressées aux quatre angles de la corolle. A ce moment, le style mesure 11,5 mm avec peu ou pas de pollen sur le stigmate.

11 h. 30 — Le style ne montre que peu ou pas de pollen sur le stigmate.

15 h. 35 — Le style mesure 12 à 13 mm et présente un début de pollinisation.

2 août à 9 h. — Les styles mesurent 13 à 14 mm et sont abondamment pollinisés.

15 h. 15 — Les styles sont dans le même état qu'au début de la matinée.

3 août — Dans le courant de la matinée, les fleurs tombent.

D'autres fleurs provenant de la même région, mais de capitules différents, se sont comportées de même.

Etude de fleurs de la zone basale

1^er^ août à 7 h. 20 — Les lobes des pétales sont encore appliqués les uns sur les autres.

8 h. 00 — Les lobes corollins sont un peu écartés.

8 h. 30 — On aperçoit les boucles des filets des étamines.

9 h. 00 — Les crosses formées par les filets des étamines postérieures sortent nettement du tube corollin.

9 h. 13 — *Les deux étamines postérieures* s'épanouissent simultanément. L'*étamine antérieure gauche* est plus avancée que l'*étamine antérieure droite;* mais les deux sont encore au-dessous du niveau du lobe du pétale antérieur. A ce moment, les *deux anthères postérieures* entrent en déhiscence, bien que leurs filets ne soient pas encore complètement dressés.

9 h. 16 — Les *deux étamines antérieures* sont encore incluses, mais déjà en déhiscence.

9 h. 30 — Les *deux étamines postérieures* sont définitivement épanouies. L'*antérieure gauche* est en train de s'élever au-dessus du niveau de la corolle; l'*étamine antérieure droite* est encore incluse.

9 h. 35 — Trois étamines (les *deux postérieures* et l'*antérieure gauche*) sont définitivement déployées et droites; l'*antérieure droite* étant encore en crosse et incluse.

9 h. 40 — L'*étamine antérieure droite* s'est épanouie.

10 h. 45 — Les étamines dressées ont leurs anthères vidées; à ce moment, l'extrémité du style affleure à peine au niveau de l'extrémité du lobe postérieur; le stigmate n'est pas encore couvert de pollen.

15 h. 00 — Les étamines ont leurs quatre filets dressés et droits aux quatre angles de la corolle. Les sacs sont vidés. Le style ne porte pas encore de pollen.

2 août — Au cours de la journée du *2 août*, et dès la matinée, le stigmate se charge de pollen.

3 août — La fleur tombe.

D'autres fleurs de la *région basale* ont été observées par nous; elles se sont toutes comportées d'une manière analogue.

L'ensemble des phénomènes qui accompagnent l'anthèse, chez *Dipsacus silvestris*, est représenté par les figures 2 à 6.

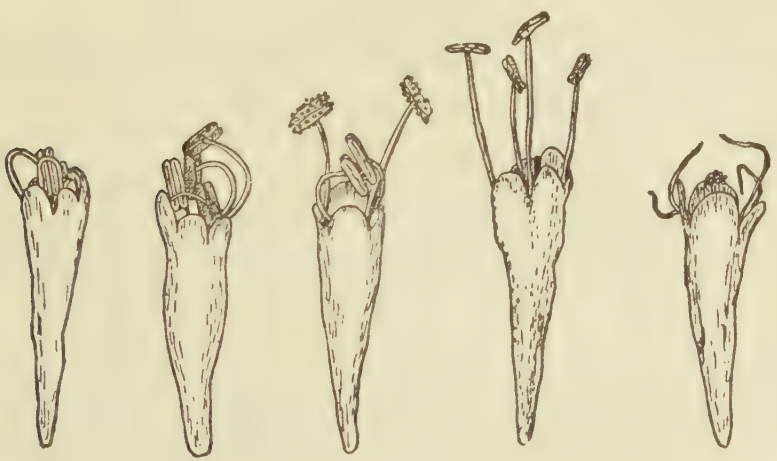


Fig. 2 à 6. — *DIPSACUS SILVESTRIS. — Figures illustrant les différents stades que parcourt une fleur au cours de son anthèse. — Gross* 3 *environ.*

Nous avons de même soumis à nos investigations des fleurs provenant des régions comprises entre la région moyenne de premier épanouissement et la région basale. Là aussi, nous avons abouti à des résultats superposables aux précédents, à savoir que la matinée de la première journée est vouée à l'épanouissement des fleurs et des étamines. Le stade mâle des fleurs est très court, étant donné que les anthères entrent le plus souvent en déhiscence avant que leur filet soit complètement dressé, et étant donné aussi que le pollen est rapidement enlevé par les insectes. Au cours de l'après-midi, le stigmate se pollinise faiblement ou pas du tout. La deuxième journée est caractérisée par la pollinisation plus intense des stigmates. Ces derniers se couvrent abondamment de pollen provenant des fleurs voisines épanouies et au stade mâle. Au début de la troisième journée, la fleur a terminé son cycle sexuel, elle se fane et tombe.

Dans les régions que nous venons d'étudier, nous avons également rencontré des fleurs dont le stigmate se pollinise abondamment dès la fin de la première journée, et dont la corolle tombe ou se flétrit dès le lendemain matin. Nous donnerons plus loin l'explication de ce phénomène (p. 18).

Etudions les fleurs de la *région apicale* pour voir si elles se comportent de la même façon.

Etude de fleurs de la zone apicale

1er août à 7 h. 30 — Les lobes des pétales sont légèrement écartés; les crosses formées par les filets des *deux étamines postérieures* sont assez proéminentes.

8 h. 00 — L'état de choses est le même.

8 h. 20 — Les *deux étamines postérieures* dépassent juste le niveau des lobes latéraux et postérieurs. Les filets sont courbes et les anthères, quoique déjà partiellement dégagées, sont encore tournées vers l'intérieur de la corolle.

8 h. 45 — Les *deux étamines postérieures* sont au-dessus du niveau du lobe antérieur; elles sont en déhiscence. L'*étamine antérieure droite* est juste en train de dépasser l'extrémité des lobes pétalins; elle est dominée par les *deux étamines postérieures*. Le tout est encore fortement incliné. A ce moment, les quatre anthères entrent en déhiscence.

9 h. 00 — Les quatre étamines ont leurs filets encore un peu courbes et disposés aux angles des lobes corollins.

10 h. 15 — Le style qui, à ce moment, mesure 11 mm, voit son stigmate devenir réceptif et se couvrir de pollen : c'est-à-dire à un moment où les anthères de la même fleur ont encore du pollen disponible.

10 h. 50 — Le stigmate fortement pollinisé se trouve à la hauteur du lobe antérieur.

11 h. 50 — Les choses n'ont pas changé.

14 h. 45 — Les étamines dressées et droites sont dépourvues de pollen; le stigmate dépasse légèrement, de moins de 1 mm, l'extrémité du lobe pétalin antérieur.

17 h. 30 — Le style, abondamment pollinisé, mesure 11 mm de long; les filets sont droits; les anthères vides tombent.

2 août à 8 h. — Les fleurs flétries sont tombées ou tombent au cours de la matinée.

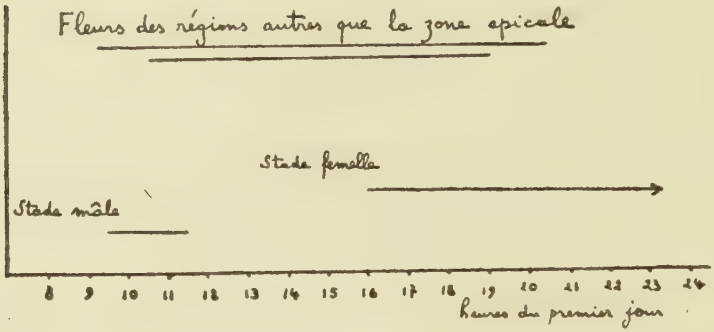
D'autres fleurs de la région apicale ont été étudiées et toutes se sont comportées de la même façon, à savoir que *le stigmate d'une fleur devient réceptif à un moment où cette même fleur tient encore une partie de son pollen à la disposition des insectes visiteurs.* Dans ce cas, *l'autogamie est donc possible.*

Le comportement des deux catégories de fleurs provenant des trois régions étudiées est résumé dans le tableau que voici :

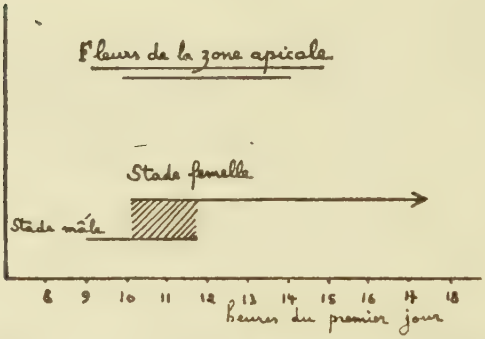
RÉSUMÉ DES OBSERVATIONS SUR LES FLEURS DES TROIS RÉGIONS D'UN CAPITULE DE DIPSACUS SILVESTRIS

Temps	*10 h. 15*	*11 h. 30*	*15 h. 00*	*18 h. 00*	*2e jour*	*3e jour*
Région apicale	Stigmate peu pollinisé	Stigmate pollinisé	Stigmate abondamment pollinisé	Stigmate abondamment pollinisé	Chute des fleurs	—
Région moyenne et Région basale	Stigmate non réceptif	Stigmate non encore réceptif	Stigmate très peu ou pas pollinisé	Débuts faibles de pollinisation	Stigmate abondamment pollinisé	Chute des fleurs

Le schéma suivant (fig. 7 et 8) met en évidence les rapports chronologiques existant entre l'état mâle et l'état femelle des fleurs de ces deux catégories.



(Fig. 7)



(Fig. 8)

Les différentes fleurs apicales peuvent présenter des variations individuelles. Elles se différencient, en effet, les unes des autres, par ce fait que le temps durant lequel la fleur est homogame, peut être plus ou moins long suivant les divers cas considérés.

A côté de cette différence qui sépare les fleurs de la région apicale de celles des autres régions, il existe des caractères communs ayant trait à l'épanouissement de l'androcée, et à la persistance de la fleur sur le capitule après sa pollinisation.

En ce qui concerne le déploiement des quatre étamines, nous avons constaté que c'est la *paire postérieure* qui donne le signal. Très souvent, les deux étamines postérieures se dressent simultanément; les deux antérieures au contraire, se lèvent successivement.

La déhiscence se produit à un moment où les filets ne sont pas encore dressés, et quelquefois même quand les anthères sont en-

core incluses dans le tube corollin. Le temps nécessaire au redressement et à la déhiscence est très court; il oscille en moyenne entre une et deux heures. De même après la pollinisation du stigmate, il s'écoule, pour les deux catégories de fleurs, en moyenne vingt-quatre heures, jusqu'à leur chute. En effet, les stigmates des fleurs (autres que les fleurs apicales) qui deviennent réceptifs dès la fin de la première journée, ne se pollinisent franchement qu'au début du deuxième jour, et les fleurs tombent dans la matinée du troisième jour. De même, pour les fleurs apicales dont le stigmate devient nubile dès la fin de la matinée du premier jour, les fleurs tombent, le lendemain, au cours de la matinée ou de l'après-midi.

Histoire biologique de capitules de Dipsacus silvestris

La connaissance du comportement biologique d'une fleur prise isolément nous permet de comprendre et de tracer l'histoire biologique de l'ensemble des fleurs d'un capitule. — Nous savons déjà (p. 10) de quelle façon les ondes d'épanouissement se propagent à la surface d'une inflorescence de *Dipsacus silvestris*. Sur un tel capitule, nous avons donc plusieurs stades à distinguer, suivant l'état des appareils floraux.

Supposons avoir affaire au cas le plus complexe, tel qu'il se présente sur un capitule au milieu de sa floraison et vers la fin de la matinée. — A ce moment, nous voyons, au devant de chacune des deux ondes d'épanouissement, une zone de boutons floraux non encore épanouis. En arrière de chaque vague, les fleurs étant tombées, les jeunes akènes sont en voie de formation. Par conséquent, ne sont épanouies que deux régions circulaires de fleurs. — C'est là un trait caractéristique des capitules normaux de cette espèce : à aucun moment toutes les fleurs du capitule ne sont épanouies simultanément.

Dans chacun de ces anneaux floraux il s'agit de distinguer: 1° la partie annulaire la plus rapprochée de la région équatoriale: c'est la *partie postérieure de l'onde*, et 2° la partie annulaire la plus proche, soit de la région basale pour l'onde centrifuge, soit de la région apicale pour l'onde centripète ou ascendante; nous l'appellerons *partie frontale de l'onde*. Les deux parties frontales des ondes d'épanouissement sont constituées par un ensemble de fleurs épanouies au cours de la matinée: leurs étamines sont dressées aux quatre échancrures de la corolle, le pollen est pratiquement enlevé. A ce moment, nous sommes à la fin de la matinée, entre 11 heures et midi.

Nous remarquons ce fait curieux que l'épanouissement se propage d'une façon *intermittente:* les fleurs commencent à s'ouvrir, entre 6 et 7 heures du matin, sur tout le pourtour de cette région frontale circulaire de l'onde. Vers 11 heures du matin, toutes les fleurs de cette région annulaire se sont épanouies et *le phénomène s'arrête là.* Pendant toute la durée de l'après-midi, du soir et de la nuit, pas une fleur ne s'apprête à s'ouvrir; le phénomène ne reprend que le lendemain à la même heure. Il faut, pour un capitule de dimensions moyennes, huit poussées successives pour aller de la région circulaire initiale vers l'une ou l'autre des régions terminales.

Donc, considérée vers la fin de la matinée, la partie frontale de cet anneau est composée de fleurs épanouies dans la matinée même, qui ont déjà dépassé leur stade mâle et qui n'ont pas encore atteint le stade femelle: les stigmates n'étant pas encore réceptifs. — A ce moment, la partie arrière ou postérieure de l'onde d'épanouissement est constituée par un ensemble de fleurs aux stigmates réceptifs et abondamment pollinisés. Elles sont donc au stade femelle, leurs filets sont flasques, flétris et les anthères sont tombées. Sur les traces de cette partie postérieure de l'onde, on voit encore, de temps en temps, quelques fleurs flétries qui ne sont pas tombées au cours de la matinée. La composition de chaque anneau floral est donc hétérogène puisqu'il est composé de deux catégories de fleurs, les unes étant à un stade sexuel différent des autres.

Dans ces conditions, on conçoit de quelle façon doit s'opérer la pollinisation. Les capitules étant visités par des insectes, tels que les Bourdons et d'autres Apidés, des Lépidoptères (v. p. 19), la pollinisation allogamique doit être fréquente. Mais à côté de cette modalité, il est facile d'en imaginer une autre: à savoir la *pollinisation par gitonogamie intracapitulaire:* en effet, les insectes visitant un capitule au cours d'une matinée, c'est-à-dire au moment où les fleurs de la partie frontale de l'onde ont leurs anthères en déhiscence, offrant leur pollen aux visiteurs. Ces derniers se chargent de pollen qu'ils vont déposer sur les stigmates nubiles des fleurs voisines de la zone postérieure de l'onde.

Nous comprenons maintenant pourquoi, à la fin du premier jour, le stigmate n'est pollinisé que faiblement, alors que le style a déjà ses dimensions définitives et que le stigmate est réceptif: C'est que, malgré la visite fréquente des insectes, le stigmate ne se pollinise pas, pour la bonne raison qu'à ce moment les fleurs ne s'ouvrent plus. Il n'y a donc pas ou peu de pollen à leur disposition.

Cette espèce de *Dipsacus* est abondamment visitée par les bourdons et d'autres Apidés (Kirchner; 29). Muller (39, pages 367-368) signale exclusivement les trois espèces de bourdons suivants: *Bombus rupestris, Bombus lapidarius* et *Bombus agrorum.* Comme Kirchner, nous avons également remarqué la présence d'autres Apidés, ainsi que des Lépidoptères. Les insectes en se posant sur ces capitules, prennent comme points d'appui les bractées-mères des fleurs, un peu au-dessous de leur extrémité. Comme les anthères ouvertes affleurent au-dessous de l'extrémité pointue de ces organes, les insectes de taille importante, comme les Bourdons, n'arrivent pas au contact des anthères. Cette observation est conforme à celle de Muller (p. 367) et de Kirchner. Les Apidés de taille plus réduite, au contraire, arrivent au contact de ces surfaces pollinifères.

La pollinisation du stigmate se fait de la façon suivante: au cours d'une matinée les visiteurs venant puiser le nectar sécrété à la surface de l'ovaire, engagent la tête (Bourdons) ou la partie antérieure de leur corps (autres Apidés plus petits) dans le tube de la corolle. S'il s'agit d'une fleur de la partie frontale de l'onde d'épanouissement où les anthères sont en déhiscence, cette partie du corps de l'insecte se couvre de pollen. A ce moment, les stigmates des fleurs de l'onde frontale ne sont pas encore réceptifs. Si, dans ces conditions, l'insecte se porte vers les fleurs de la partie postérieure de l'onde d'épanouissement, et s'il y exécute les mêmes mouvements, il rencontre la branche stigmatique du style nubile, et y dépose une partie de son pollen. — Il peut aussi arriver qu'au cours d'une après-midi un insecte encore bien chargé de pollen visite une fleur épanouie au cours de la matinée. Le stigmate, qui est déjà réceptif à ce moment, se pollinise, la fécondation a lieu, et dès le lendemain matin la fleur a parcouru son cycle sexuel et tombe.

Nous donnons ci-dessous la liste des insectes visiteurs observés par Heinsius (21), Muller (39) et Schletterer (43, 44) à la surface de capitules de Dipsacus silvestris :

DIPTÈRES. — *Syrphidés : Eristalis pertinax* SCOP.; *Volucella pellucens* L. — HYMÉNOPTÈRES. — *Apidés : Crocisa scutellaris* F.; *Bombus arenicola* THOMS.; *B. agrorum* F.; *B. cognatus* STEPH.; *B. lapidarius* L.; *B. rupestris* L.; *B. terrester* L.; *Halictus sexcinctus* F.; *H. tetrazonius* KLG.; *Megachile lagopoda* L.; *M. maritima* K.; *Psithyrus rupestris* F.; *Ps. vestalis* FOURCR. — LÉPIDOPTÈRES. — *Rhopalocères : Pieris rapae* L.; *Rhodocera rhamni* L.; *Vanessa Io* L.; *V. urticae* L.

Les faits relatifs à la *Morphologie* et à la *Biologie Florale* de *Dipsacus silvestris* peuvent se résumer comme suit:

Morphologie florale. — Les fleurs au nombre de 500 à 1500 par capitule et légèrement zygomorphes surgissent à l'aisselle de bractées-mères plus longues qu'elles.

L'androcée est formé par quatre étamines, dont la paire postérieure est plus longue de 1 à 1,5 mm que la paire antérieure. — Les filets déployés viennent placer leurs anthères en déhiscence à 3 ou 4 mm au-dessus du niveau de la corolle. Le pollen est ainsi facilement emporté par les insectes. — Les stigmates réceptifs, par contre s'étalent à un niveau plus bas que les anthères déhiscentes.

Biologie florale. — Les fleurs ne s'épanouissent qu'au cours de la matinée, entre six heures et midi.

Le mouvement staminal, qui lui aussi, est compris dans ce laps de temps, est essentiellement successif: les étamines postérieures se lèvent avant les étamines antérieures. — La déhiscence se produit généralement pendant le déploiement des étamines. L'ensemble des deux phénomènes exige un temps compris entre 60 et 120 minutes. — La visite des insectes (Apidés surtout) étant très intense, le pollen est rapidement enlevé: le stade mâle est donc de très courte durée.

Le stigmate ne devient réceptif que vers la fin de la première journée, mais il ne se pollinise abondamment que le lendemain matin au moyen du pollen des fleurs épanouies. — Environ vingt-quatre heures plus tard, c'est-à-dire au début de la matinée du troisième jour, les fleurs tombent.

Tel est le comportement des fleurs appartenant à des régions autres que la région apicale: ces fleurs se caractérisent essentiellement par ce fait que les deux appareils sexuels n'arrivent pas à maturité en même temps: elle sont *dichogames protandres.*

Les fleurs de la région apicale, par contre, sont *homogames:* le stigmate devient réceptif à un moment où les anthères tiennent encore du pollen à la disposition des insectes.

Dans le cas des fleurs apicales, l'autogamie est donc possible, alors que pour celles des autres régions l'allogamie est de rigueur. — Cette distinction mise à part, les fleurs du sommet se comportent comme celles des autres régions.

En ce qui concerne le comportement de l'ensemble des fleurs d'un capitule, on sait que l'épanouissement débute par un anneau moyen. De là deux ondes se dirigent en deux directions opposées: l'une vers la région apicale, l'autre vers la région basale du capi-

tule. Quelquefois on peut observer une troisième onde tout à fait à la base du capitule; elle est à direction ascendante et marche donc à la rencontre de l'onde descendante.

Au niveau de chacune de ces ondes en progression à la surface d'un capitule nous distinguons:

1° une *partie frontale* ou antérieure, de l'onde; elle est formée de fleurs au stade mâle: les anthères en déhiscence tiennent du pollen à la disposition des insectes; le stigmate n'est pas encore réceptif;

2° une *partie postérieure* de l'onde, formée de fleurs se trouvant au stade femelle: l'androcée n'est plus représenté que par les filets flasques; le stigmate, par contre, est apte à recevoir l'agent fertilisant.

Les visites des insectes étant très nombreuses, le transport du pollen des fleurs de la partie frontale de l'onde sur les stigmates des fleurs de la partie postérieure de l'onde est chose très facile. La pollinisation allogamique par gitonogamie intra-capitulaire semble être la modalité habituelle.

SOUS-CHAPITRE II

DIPSACUS LACINIATUS

Les individus sur lesquels nous avons effectué nos observations peuplent le talus inculte qui borde le Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg. Là, ils vivent en compagnie de pieds de *Dipsacus silvestris* et, comme ces derniers, se reproduisent naturellement. Cette coexistence dans les mêmes localités a également été observée par nous dans la nature tout spécialement à la colline de Molsheim et dans la station qui se trouve sur le bord droit du chemin menant de la gare de St-Hippolyte vers le pont de l'Ill. Ces deux espèces auraient donc des exigences écologiques voisines.

Au cours de cet exposé nous mettrons également en relief tous les caractères floraux différentiels existant entre *Dipsacus silvestris* et *Dipsacus laciniatus*. Cette étude comparée aura pour but de savoir si, oui ou non, *Dipsacus laciniatus* et *Dipsacus silvestris* doivent être considérés comme deux espèces distinctes, ou bien, s'il faut se

ranger du côté de Bonnier (3, p. 57) qui fait de *Dipsacus laciniatus* une race de *Dipsacus silvestris*.

MORPHOLOGIE FLORALE

Dipsacus laciniatus comme *Dipsacus silvestris*, épanouit ses fleurs dans la première moitié du mois de juillet ; la floraison se poursuit jusque vers la fin du mois d'août.

Les Capitules diffèrent de ceux de *Dipsacus silvestris* en ce que leur forme, au lieu d'être cylindro-ovoïde, est plus franchement *cylindroïde* (pl. I et II). En effet, le diamètre de ces capitules mesure en moyenne 3 cm dans la région moyenne comme dans la région basale. Ce n'est que dans la région sous-apicale que le diamètre diminue: 2,5 cm. — Les capitules de cette espèce se présentent donc comme un organe cylindroïde, coiffé à son extrémité d'un cône fortement surbaissé.

La forme si particulière des capitules de cette espèce est due à la conformation même du *réceptacle*. Ce dernier peut avoir une longueur variable suivant la taille des capitules: elle est de 7 à 8 cm pour les capitules terminant les axes principaux; de 4 à 5 cm pour ceux qui terminent les rameaux latéraux. Le réceptacle, contrairement à celui de *Dipsacus silvestris*, n'est plus en forme de fuseau. En effet, sa largeur reste la même de la base jusque au niveau du quart supérieur; là, seulement, elle commence à décroître lentement. Donc, dans sa région médiane, le réceptacle possède la même largeur que dans sa région basale où il ne fait que prolonger le pédoncule floral. A l'extrémité supérieure, ce même organe se termine en ogive (pl. II). Le réceptacle est limité vers l'extérieur par une lamelle qui devient dure au moment de la maturité des akènes. C'est sur elle que s'insèrent les bractées-mères, à l'aisselle desquelles on voit les fleurs. — La région centrale du réceptacle est occupée par un tissu médullaire très dense: blanchâtre au moment de la floraison; brunâtre en fin de saison.

Bractées de l'Involucre. — Au nombre de 10, 14, 15 ou 16, suivant la taille du capitule, ces bractées sont tantôt à direction horizontale avec une très légère concavité supérieure, tantôt elles sont à direction nettement ascendante (pl. I). Mais, dans ce dernier cas, elles arrivent à peine à dépasser les régions médianes du capitule. Jamais nous n'avons vu les bractées de *Dipsacus laciniatus* (pure) arriver jusqu'au sommet du capitule, ni se recourber en S. En effet, leur longueur varie entre 3 et 7 cm. Ces organes, de couleur uniformément vert glauque à la face dorsale, sont incolores à la base de la face ventrale. Près de leur point d'insertion, ils peuvent mesurer jusqu'à 10 mm de largeur. En moyenne, cette

dimension oscille entre 6 et 8 mm. Cette largeur, beaucoup plus prononcée que chez *Dipsacus silvestris* (3 à 4 mm) est due à ce fait que, de part et d'autre de la nervure médiane de l'organe, le limbe s'est considérablement développé. En fin de saison, ce dernier se transforme en une lamelle membraneuse. Cette partie foliacée de la bractée diminue d'envergure à mesure que l'on s'approche de la partie distale de l'organe, où il se résout en une pointe fortement acérée. De cette conformation spéciale de la bractée, il résulte une allure morphologique complètement différente de celle présentée par la bractée de *Dipsacus silvestris:* au lieu d'être finement aciculaire, elle a une forme beaucoup plus trapue. —

Sur sa partie dorsale, au niveau de la nervure médiane, les bractées involucrales de *Dipsacus laciniatus* peuvent être garnies de pointes. Mais ce fait est loin d'être général: certaines de ces bractées portent des pointes très rares, alors que d'autres en sont complètement privées. Il en résulte des bractées à dos lisse: phénomène que nous n'avons jamais rencontré chez *Dipsacus silvestris.* Si ces pointes existent, elles sont fortes; serrées dans la partie inférieure, elles deviennent de plus en plus espacées et faibles à mesure que l'on s'approche de la pointe terminale. Les bords du limbe, eux aussi, sont garnis de très fines acicules au moins dans la partie basale de la bractée. Ces acérations sont alors peu résistantes et à pointe dirigée en avant. —

Bractées-Mères des Fleurs. — Comme pour les bractées de *Dipsacus silvestris,* il s'agit là d'organes en forme de cornets ouverts vers l'intérieur, protégeant les fleurs nées à leur aisselle. De 18 à 20 mm de long, dans les régions médiane et basale, les bractées-mères atteignent jusqu'à 40 mm dans la région apicale: donnant ainsi un aspect tout particulier aux capitules de cette espèce: aspect qui contribue à distinguer l'inflorescence de *Dipsacus laciniatus* de celle de *Dipsacus silvestris* (pl. II). Comme celles de *Dipsacus silvestris,* les bractées de *Dipsacus laciniatus* sont colorées en vert dans leur partie terminale pointue; le reste de l'organe étant incolore et membraniforme. —

Les Fleurs. — Les fleurs sont blanches, l'extrémité du pétale antérieur pouvant être très légèrement rosée. Le nombre des fleurs que comporte un capitule varie avec la taille de ce dernier. Ainsi sur un capitule dont l'axe réceptaculaire mesurait 4,5 cm, nous avons compté 772 fleurs; sur un autre dont l'axe avait 6,8 cm, nous en avons compté 1350.

A la veille de leur épanouissement, les boutons floraux prennent une coloration blanchâtre, ou rosée vers l'extrémité du pétale antérieur encore recourbé; les autres boutons, moins avancés, étant d'un vert clair. Comme pour *Dipsacus silvestris,* les fleurs de *Dipsa-*

cus laciniatus sont disposées à la surface du capitule, formant des lignes hélicoïdales convergeant vers la partie apicale.

Les fleurs, qu'elles proviennent des régions médianes ou basales, mesurent toutes 14 à 15 mm de long; seules celles de la région apicale sont de dimensions plus réduites (12 à 13 mm). Les corolles, gamopétales, longuement infundibuliformes et à quatre lobes, comportent: un lobe médian antérieur qui, dans le bouton floral, recouvre les trois autres; deux lobes latéraux, et un lobe médian postérieur qui est le plus petit. L'indice de zygomorphisme (v. p. 9) est de 1,5 à 2 mm dans les zones basales et médiane et de 1 à 1,5 mm dans la zone apicale. Il en résulte que chaque fleur prise isolément est nettement zygomorphe.

L'Androcée. — Les quatre pièces de l'androcée de *Dipsacus laciniatus* sont, elles aussi, symétriques par rapport à un plan. En effet, les deux étamines postérieures sont d'environ 1 mm plus longues que celles de la paire antérieure. Ce fait put être vérifié dans les diverses zones d'un capitule, même dans la partie axiale de la zone apicale, à moins que, comme c'est fréquent dans cette espèce, les fleurs de cette région présentent des *anomalies* telles que: fleurs à cinq pétales et cinq étamines; fleurs à six étamines et six pétales: étamines de couleur jaune citron, de dimensions inférieures aux dimensions normales et contenant du pollen avorté.

Les étamines de *Dipsacus laciniatus* comprennent, comme celles de *Dipsacus silvestris*, un filet courbé en crosse dans le bouton floral. Dressé, après l'épanouissement des étamines, cet organe mesure 7 à 8 mm de long. Ces filets supportent des anthères qui sont à la fois médifixes et dorsifixes.

Les anthères d'un rose pâle mesurent 3 mm de long sur 1 mm de large. Au moment de sa déhiscence, l'anthère livre un pollen qui se présente sous la forme d'une poussière granuleuse, claire et brillante. Les anthères se placent alors horizontalement ou plus ou moins obliquement par rapport au filet, à 4 ou 5 mm au-dessus du niveau de la corolle, avec leur surface pollinifère dirigée vers le haut. Or, l'extrémité pointue de la bractée-mère des fleurs vient se placer au-dessous de l'extrémité du lobe du pétale antérieur, ou tout au plus au même niveau, qui coïncide à peu près avec celui des deux lobes latéraux. Il en résulte que les anthères en déhiscence, qui se trouvent à l'extrémité des filets dressés, forment, à 4 ou 5 mm au-dessus de la pointe des bractées, une nappe uniforme tenant à la disposition des insectes d'immenses quantités de pollen. Les insectes, se servant des bractées comme point d'appui, ont donc leur corps en contact avec cette multitude d'anthères en déhiscence.

Ces dispositions se réalisent sur toute la surface du capitule (zone médiane et zone basale), à l'exception de la zone apicale. Nous avons vu antérieurement, que cette zone comportait des brac-

tées de forme très particulière spéciale aux capitules de cette espèce. Les bractées, grâce à leur pointe fortement développée y dépassent de beaucoup le niveau des fleurs et même celui des anthères épanouies; mais ces bractées étant divergentes, les insectes arrivent facilement aux fleurs et au pollen en circulant entre elles (pl. I). Ces conformations florales sont donc complètement différentes de celles qui sont réalisées chez *Dipsacus silvestris*, où la couche des anthères en déhiscence affleure *au-dessous* de l'extrémité pointue des bractées-mères des fleurs.

Le Style. — Muller (39) dans son traité de Biologie Florale ne parle pas de cette espèce. Kirchner (29) en citant *Dipsacus laciniatus* dans la Flore de Stuttgart, ne fait pas mention de la biologie florale. Knuth (34, p. 557) dit qu'après la chute des anthères, le style s'accroit et porte le stigmate à 4 ou 5 mm au-dessus du tube de la corolle. Guéguen (17) dans son travail sur l'anatomie comparée du style et du stigmate des Phanérogames, ne parle pas du style de *Dipsacus laciniatus*.

A son extrémité, le style se bifurque en deux branches stigmatiques le plus souvent d'importance inégales, et dont les deux faces internes sont garnies, tout comme chez *Dipsacus silvestris*, de papilles retenant les grains de pollen. — Nous avons également rencontré des styles chez lesquels ces deux branches étaient de développement presque égal, et d'autres où une des deux branches était presque complètement avortée. —

A la veille de son épanouissement, le style, encore enfermé dans le bouton floral, mesure 7 à 8 mm de long. Au moment de la réceptivité des branches stigmatiques, il mesure 16 à 18 mm, ce qui l'amène à un niveau égal ou très légèrement inférieur à celui qu'occupaient les anthères en déhiscence (fig. 16). Dans sa partie terminale, le style montre une légère courbure à concavité supérieure. Pendant toute la durée de son évolution il est d'une couleur blanchâtre.

Donc, comme pour *Dipsacus silvestris*, nous sommes, dans le cas de *Dipsacus laciniatus*, en présence d'une inflorescence où toutes les fleurs ont le même degré de zygomorphisme.

BIOLOGIE FLORALE

Histoire biologique de fleurs de Dipsacus laciniatus considérées individuellement

Au cours de cette étude, nous envisagerons tous les phénomènes biologiques macroscopiques qui surviennent au cours de l'anthèse d'une fleur, c'est-à-dire depuis le moment où elle s'épanouit jus-

qu'au moment de sa chute. Chemin faisant, nous relèverons les processus différentiels existant entre *Dipsacus laciniatus* et *Dipsacus silvestris*. Pour la mise au point de cette question de biologie florale individuelle, nous nous sommes adressé à des fleurs provenant de deux zones d'un capitule de *Dipsacus laciniatus: zone intermédiaire* et *zone basale*. Etant donné les nombreux cas aberrants présentés, au point de vue morphologique, par la zone apicale, nous n'avons pas étudié les fleurs de cette région.

Ces observations ont été effectuées à la fin du mois de juillet. Les plantes se trouvaient au soleil de 9 à 15 heures; la température était de 36° à 11 heures et de 30° à 17 heures.

Etude de fleurs de la zone intermédiaire [1])

Nous donnons ici le résumé des observations effectuées sur des fleurs de cette région.

26 juillet à :

9 h 00 — Les lobes corollins sont écartés; les *deux étamines postérieures* montrent leurs filets courbés en crosse, déjà assez proéminents. Ces deux crosses sont d'ailleurs de tailles sensiblement égales. Elles sont dirigées, chacune, suivant un plan parallèle au plan de symétrie antéro-postérieur de la fleur. — Les crosses formées par les filets des deux étamines antérieures sont moins proéminentes; elles se distinguent également de celles de la paire postérieure par leur direction: ces éléments sont placés dans un plan perpendiculaire au précédent.

Fig. 9

Fig. 9. — *DIPSACUS LACINIATUS. — Disposition respective des 4 plans formés par les crosses staminales.*

1) Régions comprises entre les zones apicale et basale.

9 h 17 — L'*étamine postérieure gauche* a son anthère en dehors de la corolle, mais son filet est encore fortement courbé.

9 h 20 — L'*étamine postérieure droite* a également son anthère en dehors de la corolle; le filet encore très courbe prend une position analogue à celle de son congénère gauche. A ce moment, les *deux étamines antérieures* ont leurs filets ou leurs anthères (suivant le cas) croisés: les *deux étamines antérieures* étant dominées par les *deux postérieures*, dont les filets sont déjà moins courbes.

9 h 36 — Les *deux étamines postérieures* sont presque complètement dressées; leurs filets ne sont plus que très légèrement incurvés. Les *deux étamines antérieures*, tout en étant au-dessus du niveau de la corolle, ont leurs filets encore incurvés; leurs anthères se croisent.

9 h 40 — Les *deux anthères postérieures*, ainsi que *l'anthère antérieure gauche* entrent en déhiscence.

9 h 50 — L'*anthère antérieure droite*, à son tour, est en déhiscence. A ce moment, les quatre étamines sont dressées. Les filets des deux étamines antérieures sont encore légèrement incurvés; les filets des *deux postérieures* sont presque droits. A ce moment le style mesure 11 à 12 mm.

16 h 00 — Les étamines sont dressées aux quatre angles de la corolle; leurs filets sont droits et leurs anthères vides. Les stigmates ne sont pas encore réceptifs.

27 juillet, à

9 h 30 — Les anthères sont en train de tomber; les filets perdent leur turgescence, les styles mesurent 13 à 14 mm; les stigmates ne sont pas encore réceptifs.

13 h 30 — Les filets sont flétris et les anthères le plus souvent détachées. A ce moment le stigmate devient réceptif, ce qu'on reconnaît à la présence de grains de pollen à sa surface. Mais, dans toutes les fleurs examinées, cette pollinisation reste faible, peu importante, pendant tout le reste de l'après-midi. A ce stade la longueur du filet varie entre 13 et 15 mm.

28 juillet à

6 h 30 — La longueur des styles des fleurs épanouies deux jours auparavant oscille entre 14 et 15 mm. Comme la veille,

le stigmate est peu pollinisé. Mais c'est au cours de la matinée de ce troisième jour, que le stigmate se couvre abondamment de pollen. Le style mesure toujours 15 mm: dimension définitive qu'il avait déjà acquise le jour précédent. Les choses en restent là pendant tout le reste de la journée du 28 juillet.

29 juillet à

6 h 30 — Les fleurs se détachent du capitule.

Les faits que nous venons de développer pour des fleurs appartenant, soit à la zone moyenne du capitule, soit aux régions comprises entre cette zone et la zone basale, sont sujets à quelques variations. En effet, le cas que nous avons décrit est loin d'être général. Ainsi, des fleurs ouvertes dans la matinée du 16 juillet épanouissaient les divers éléments de leur androcée dans le même ordre que celles décrites précédemment. A la fin de la même journée, le stigmate qui affleurait à peu près à la hauteur du lobe du pétale médian-postérieur, ne portait pas encore de grains de pollen. Dès le lendemain, au cours de la matinée, ces stigmates devenaient nubiles et se chargeaient de pollen. Les styles mesuraient 14 à 16 mm. Dès le début du troisième jour, ces fleurs tombaient.

Il existe donc des cas où les fleurs de ces zones, au lieu d'exiger quatre jours pour leur anthèse, n'en demandent que trois. Au lieu d'une pollinisation précaire au cours du deuxième jour, il peut y avoir une pollinisation abondante suivie, le lendemain, de la chute de ces mêmes fleurs.

Etude de fleurs de la zone basale

26 juillet à

10 h 45 — Les quatre lobes des pétales sont écartés. Les quatre crosses formées par les filets courbés sont d'importance égale et affleurent à peu près à la hauteur du lobe médian-postérieur. La disposition des filets est la même que précédemment.

11 h — L'*étamine postérieure droite*, de même que l'*étamine postérieure gauche*, commence à se soulever. L'*étamine*

postérieure droite l'emporte quelque peu sur sa congénère de gauche.

11 h 06 — Les *deux anthères postérieures* sont déjà au-dessus du niveau de la corolle. Les filets sont encore fortement incurvés en avant. A ce moment, les *deux étamines de la paire antérieure* n'ont pas encore dépassé le niveau du lobe du pétale médian-antérieur.

11 h 15 — Les *deux étamines postérieures* sont dressées et en déhiscence. Leurs filets sont encore légèrement courbés. Les deux anthères de la paire antérieure sont sorties du tube corollin, mais leur filet est encore plus incurvé que celui des étamines postérieures.

11 h 35 — Les quatre étamines sont dressées et en déhiscence aux quatre angles de la corolle.

Au début de l'après-midi de ce même jour, le pollen est complètement enlevé par les insectes. A ce moment, la longueur du style varie entre 10,5 et 11,5 mm. Le stigmate ne devient pas nubile au cours de cette journée; il affleure à peine au niveau de l'extrémité du pétale postérieur et on ne remarque pas de grains de pollen à sa surface.

27 juillet

Au cours de la matinée, le stigmate devient nubile. Etant donné l'abondance du pollen disponible à ce moment, ainsi que la visite intense des insectes, les stigmates se pollinisent. La longueur du style variant entre 13,5 et 14,5 mm.

28 juillet

Au cours de la matinée, les fleurs tombent.

Nous avons également rencontré des fleurs appartenant à cette même région basale qui, en se pollinisant au cours de la matinée du deuxième jour, avaient terminé le cycle de leur anthèse à la fin de cette même journée. En effet, dès 18 h. à 20 h. du soir, elles se détachaient du réceptacle.

Les figures 10 à 16 représentent les principaux stades que parcourt une fleur de *Dipsacus laciniatus*, de son éclosion à la chute de sa corolle.

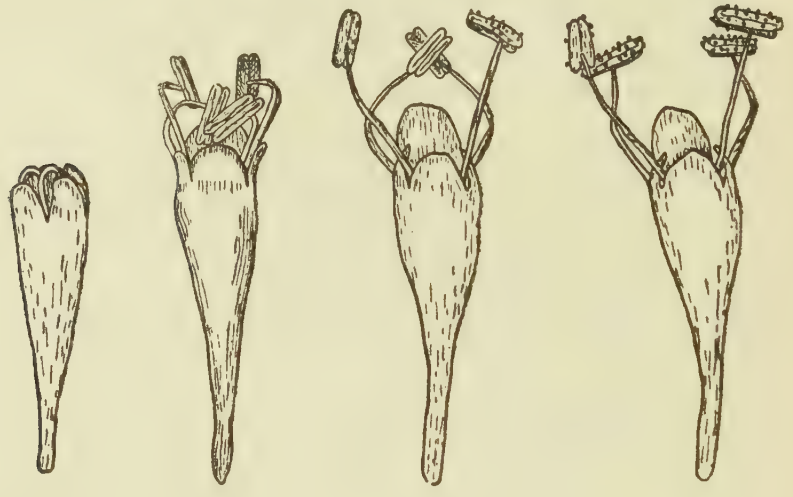
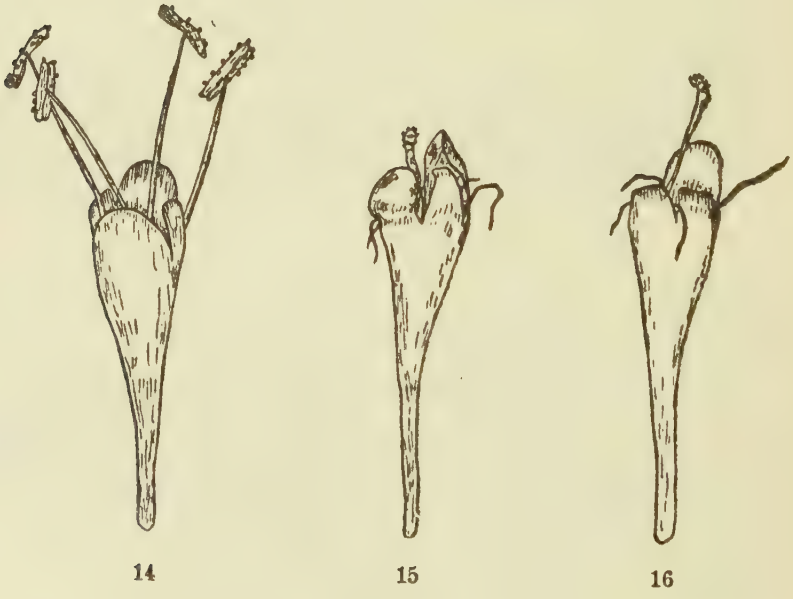


Fig. 10 11 12 13



14 15 16

Fig. 10 à 16. — *DIPSACUS LACINIATUS. — Figures illustrant les principaux stades que parcourt une fleur au cours de son anthèse. — Gross. 3 environ.*

De cette étude de fleurs considérées individuellement, il ressort que, pour cette espèce aussi, les deux étamines postérieures deviennent exsertes avant les deux étamines antérieures. Les deux anthères postérieures sortent presque simultanément du tube corollin. Les deux étamines antérieures suivent de très près le mouvement de la paire postérieure. La déhiscence se fait très souvent même avant le redressement définitif des filets.

Les processus comprenant l'épanouissement des quatre étamines d'une fleur, leur déhiscence, ainsi que l'enlèvement du pollen par les insectes, demandent un temps compris entre une heure et demie et deux heures. Il est à remarquer que, chez *Dipsacus laciniatus* comme chez *Dipsacus silvestris, l'épanouissement des fleurs n'a lieu qu'au cours de la matinée.* Ce phénomène débute entre 6 h. et 7 h. du matin et se poursuit jusque entre 11 h. et midi. Il s'arrête complètement à ce moment, pour ne reprendre que le lendemain matin à la même heure.

En ce qui concerne la réceptivité du stigmate, nous venons de voir que, pour des fleurs de la zone moyenne ou de la zone basale, cet état ne s'installe jamais au cours de la première journée. Le stigmate peut se polliniser dès le lendemain matin, abondamment ou faiblement; ou bien le stigmate ne se saupoudre qu'au cours de la troisième journée. Il semble donc que ces fleurs passent par un stade neutre, s'étendant entre le moment où les derniers grains de pollen sont enlevés et le début de la deuxième journée.

Histoire biologique de capitules de Dipsacus laciniatus

Le phénomène le plus frappant qui fixe l'attention du biologiste étudiant les inflorescences de *Dipsacus laciniatus* est le mode d'épanouissement des fleurs d'un capitule. Les figures de la planche I illustrent ce phénomène.

L'anneau d'épanouissement primordial est localisé dans la zone sous-apicale. Si on divisait un capitule par un plan équidistant de son sommet et de sa base, l'anneau d'épanouissement primordial correspondrait au plan qui divise la moitié supérieure du capitule en deux parties égales. Cet anneau est donc situé plus haut que celui de *Dipsacus silvestris.* A partir de cette zone privilégiée, deux ondes vont cheminer en sens inverse : l'une ascendante ou centri-

pète, l'autre descendante ou centrifuge. Ce qui est singulier dans cette espèce, c'est que, pendant que les deux ondes vont progresser l'une vers le haut, l'autre vers le bas, une troisième onde également circulaire provoquera l'épanouissement des fleurs basales. Cette onde se manifeste dès le troisième jour. Elle a une marche ascendante et va à la rencontre de l'onde descendante.

De l'ensemble des mouvements de ces trois ondes, il résulte qu'un capitule de *Dipsacus laciniatus* peut se présenter sous des aspects très différents, suivant le moment considéré. Au début, on ne remarque qu'un seul anneau floral étroit (pl. I). Par suite de la progression centripète et centrifuge, cet anneau s'élargit (pl. I), les fleurs antérieurement épanouies tombent. Deux anneaux floraux distincts apparaissent. L'aspect le plus compliqué sera produit par l'apparition de l'anneau basal qui se joint aux deux anneaux précédents (pl. I). Il peut toutefois arriver que les fleurs qui ont terminé leur anthèse, au lieu de tomber, persistent à la surface du capitule. Dans ce cas, au lieu d'observer trois anneaux, on verra, à côté de l'anneau basal, toute la surface du capitule située en arrière de la partie frontale de l'onde descendante couverte de fleurs. Le stade final de ce mode d'épanouissement est représenté sur la même planche. Les deux ondes sont entrées en contact et il en résulte un anneau plus ou moins large à position sus-basale, les fleurs basales étant déjà tombées à ce moment. Finalement, cet anneau s'effrite à son tour par suite de la chute des fleurs.

Nota. — Aux particularités de morphologie et de biologie florale qui caractérisent *Dipsacus laciniatus* et différencient cette espèce de *Dipsacus silvestris*, il y a lieu d'ajouter les différences de constitution histologiques offertes par les gamétophytes femelles de ces deux espèces. M. Braun (4) voit un archésporium femelle unicellulaire chez *Dipsacus ferox*, *Dipsacus fullonum*, *Dipsacus silvestris*, tandis que *Dipsacus laciniatus* présente un archésporium pluricellulaire.

Tableau résumant les caractères différentiels des appareils floraux de Dipsacus silvestris et de Dipsacus laciniatus

	Dipsacus silvestris	*Dipsacus laciniatus*
Forme des capitules	cylindro-ovoïde	cylindroïde
Réceptacle	en fuseau	non en fuseau
Bractées de l'involucre	longues et étroites	courtes et larges
Couleur des fleurs	bleu-lilas	blanc-rosé
Longueur des fleurs	12 à 13 mm.	14 à 15 mm.
Longueur des bractées-mères	17 à 18 mm.	18 à 20 mm.
Longueur du style à stigmate réceptif	13 à 14 mm.	16 à 18 mm.
Couleur des anthères	rose-bleu	rose-pâle
Dimensions des anthères	2 mm. de long 1 mm. de large	3 mm. de long, 1 mm. de large
Mode d'épanouissement	2 ondes d'origine sus-équatoriale	2 ondes d'origine sous-apicale, 1 onde d'origine basale
Position comparée des anthères épanouies	au-dessous de l'extrémité des bractées-mères	au-dessus de l'extrémité des bractées-mères
Origine du gamétophyte femelle .	Archésporium unicellulaire	Archésporium pluricellulaire

Aux différences signalées dans le tableau précédent, il y a lieu d'ajouter celles inhérentes à l'appareil végétatif proprement dit, notamment : a) le port particulier de ces deux espèces : rameaux plus ou moins divariqués chez *Dipsacus silvestris;* rameaux plus rapprochés de l'axe principal chez *Dipsacus laciniatus;* b) feuilles laciniées chez *Dipsacus laciniatus;* feuilles entières chez *Dipsacus silvestris.*

Ces caractères différentiels, tirés de la constitution et de la biologie des fleurs et des capitules, de l'origine du gamétophyte femelle, unis aux caractères morphologiques de l'appareil végétatif, semblent plaider en faveur de l'indépendance de *Dipsacus lacinia-*

tus à l'égard de *Dipsacus silvestris*. En effet, *Dipsacus laciniatus*, considéré par certains auteurs (Bonnier, **3**, p. 57; Rouy, **42**, p. 100) comme une race de *Dipsacus silvestris*, est envisagée comme une bonne espèce par d'autres (Engler, 1897, **16**, p. 188; Coste, 1903, **5**, p. 272; Hegi, 1906, **19**, p. 284).

Résumé

De l'ensemble de l'étude que nous venons de faire relativement à la *Morphologie* et à la *Biologie Florale* de *Dipsacus laciniatus*, il convient de retenir les faits que voici :

Morphologie florale. — Les fleurs longuement infundibuliformes (14 à 15 mm de long) naissent à l'aisselle de bractées longues de 18 à 20 mm. Les fleurs sont faiblement zygomorphes, l'indice de zygomorphisme étant de 1,5 à 2 mm.

Des quatre pièces de l'androcée, la paire postérieure est nettement plus longue que la paire antérieure. Les filets dressés amènent les anthères en déhiscence à 4 ou 5 mm au-dessus du niveau de la corolle; la surface pollinifère étant dirigée vers le haut, à la disposition des insectes. Le style atteint une longueur définitive de 17 à 18 mm amenant ainsi le stigmate nubile à une hauteur égale ou légèrement inférieure à celle qu'occupaient les anthères en déhiscence.

Biologie florale. — Les fleurs de cette espèce ne s'épanouissent que le matin, entre six heures et midi. Pendant ce temps, les quatre étamines de l'androcée se dressent l'une après l'autre : le signal de ce mouvement étant donné par les étamines de la paire postérieure. Ce phénomène, qui s'accomplit en même temps que la déhiscence des anthères, exige en moyenne une heure et demie à deux heures. La durée du stade asexué d'une fleur, stade qui débute par le moment où les derniers grains de pollen sont enlevés (matinée du premier jour) jusqu'au moment où le stigmate devient apte à recevoir l'agent fertilisant, a été trouvé variable suivant les cas. La chute de la fleur a lieu douze à vingt heures après la pollinisation :

Le stigmate se couvre de pollen au cours de la matinée du troisième jour. La fleur tombe au début du quatrième jour.

Le stigmate se pollinise au début du deuxième jour; vingt-quatre heures après, on assiste à la chute de la corolle.

La pollinisation de l'organe femelle a lieu le matin du deuxième jour, et on voit la fleur se détacher le même jour entre dix-huit et vingt heures.

A la surface d'un capitule de *Dipsacus laciniatus* en anthèse, on observe la présence de trois ondes d'épanouissement : deux d'entre elles, issues de la zone sous-apicale, se dirigent l'une vers le sommet, l'autre vers la base du capitule. Dès le troisième jour, une nouvelle onde à marche ascendante se manifeste tout à fait à la base de l'inflorescence. Ce phénomène, régulier chez *Dipsacus laciniatus*, a été observé d'une façon sporadique chez *Dipsacus silvestris* (voir page 11).

L'étude comparée des appareils floraux de *Dipsacus laciniatus* et de *Dipsacus silvestris* nous incite à envisager ces deux plantes comme deux espèces distinctes.

SOUS-CHAPITRE III

DIPSACUS PILOSUS

De par leur aspect extérieur, les capitules globuleux (2 cm de large, 1,5 cm de haut) de *Dipsacus pilosus* ressemblent beaucoup plus, tout au moins par la forme, à un capitule de *Succisa pratensis*, qu'à un des capitules cylindroïdes ou cylindro-ovoïdes de *Dipsacus laciniatus* ou de *Dipsacus silvestris*. Cette plante possède des caractères morphologiques tels que certains auteurs la rangent dans le genre voisin *Cephalaria*. D'où les synonymes suivants : *Cephalaria pilosa* GREN. et GODR. et *Cephalaria appendiculata* SCHRAD. Les 12 espèces du genre *Dipsacus*, dont l'aire de répartition s'étend sur le Caucase, les Indes, l'Europe et l'Afrique du Nord (jusqu'en Ethiopie), sont distribués en deux sous-genres : 1) *Dipsacus* BECK, avec des capitules allongés oviformes (*Dipsacus silvestris* et *Dipsacus lacinatus*) ; 2) *Virga* (HILL) BECK, avec des capitules globuleux (*Dipsacus pilosus*) : d'après HEGI (19, T. VI/1, p. 281).

Cette plante se distingue également des autres du même genre (*Dipsacus silvestris, D. laciniatus, D. fullonum*) par ses exigences écologiques : *Dipsacus pilosus* est une plante d'ombre recherchant les forêts humides. Cette particularité se traduit déjà par ses grandes feuilles larges et minces, d'un vert plus sombre que celui des espèces précédentes.

Dans la station située à 3 km. environ de Sélestat, et dans la forêt bordant, à gauche, la route de Marckolsheim, nous avons trouvé cette plante, soit aux bords, soit à l'intérieur de la forêt

peuplée de *Carpinus Betulus, Alnus glutinosa, Quercus pedunculata, Ulmus effusa, Fraxinus excelsior, Acer campestre, Corylus avellana, Evonymus europaeus, Cornus mas, C. sanguinea, Ligustrum vulgare, Aira caespitosa, Brachypodium silvaticum, Spiraea Ulmaria, Stachys silvatica, Circaea lutetiana, Geum urbanum, Geranium Robertianum, Glechoma hederacea, Humulus Lupulus, Rubus caesius, Galeopsis tetrahit, Arum maculatum, Valeriana officinalis,* association qui correspond à ce que M. Issler appelle une *association mixte à Alnus glutinosa et Carpinus Betulus : Alneto-Carpinetum* (1924, **27**, p. 24).

Floraison. — En 1934 et 1935, nous avons observé que la floraison de cette espèce débutait fin juin ou dans les premiers jours du mois de juillet, et qu'elle se prolongeait jusqu'au début du mois de septembre. En 1936, les pieds de la même station n'étaient pas encore en fleurs le 20 juillet ! Des individus rapportés, à l'état de jeunes rosettes, de la station de Sélestat, au mois de Mars 1936, et plantées au jardin d'expérience de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg, se comportaient de même : ils n'épanouissaient leurs premières fleurs que le 24 juillet.

On peut se demander si ce retard est dû aux conditions atmosphériques défavorables ayant régné au cours de cette partie de l'année 1936. Cependant, il était singulier de remarquer, au cours de la même période, qu'aucune autre Dipsacacée de la région n'était retardée dans sa floraison par le mauvais temps.

Rappelons encore (**28**, p. 169) que les capitules attaqués par *Peronospora violacea* avaient, au cours de cette même saison 1936, leurs fleurs développées dès la fin du mois de juin. Cette constatation a été faite sur les pieds poussant au jardin. De même, le 20 juillet 1936 à Sélestat, seuls les capitules attaqués étaient arrivés au terme de leur évolution.

Après avoir passé rapidement en revue ces diverses particularités d'ordre anatomique, écologique et biologique, étude qui avait pour but de faire ressortir nettement les différences existant entre l'espèce *Dipsacus pilosus* et les deux autres espèces du même genre examinées précédemment, nous passerons successivement à l'étude plus spéciale de la *morphologie* et de la *biologie florale* chez cette espèce.

MORPHOLOGIE FLORALE

Le Réceptacle. — Au moment de la chute des fleurs, le réceptacle se présente, en coupe longitudinale, sous la forme d'une massue de 4 à 5 mm de long sur 2 à 3 mm de largeur maxima.

En coupe transversale, l'organe est nettement circulaire. Il représente la partie médullaire évasée du pédoncule floral. La cavité réceptaculaire qui fait suite à la région médullaire du pédoncule floral, est remplie par une moelle spongieuse.

Les Bractées de l'Involucre. — Généralement au nombre de six, ces bractées mesurent entre 10 et 12 mm de long sur 3 à 4 mm de largeur maxima : largeur qu'elles n'atteignent que dans leur partie basale près de leur point d'insertion. Dans le segment terminal, l'organe se termine plus ou moins brusquement, suivant les cas, en une pointe finement acérée. Ces bractées qui sont libres entre elles, sont colorées en vert intense. Leur surface interne est glabre à l'œil nu, alors que la surface dorsale est munie de poils tecteurs raides, longs de plus de 2 mm. Ces poils en nombre assez restreint font défaut dans le segment terminal. A côté de ces poils tecteurs unicellulaires soutenus par un mamelon cellulaire, le microscope révèle d'autres poils tecteurs, très nombreux, mais plus petits. Ces derniers couvrent toute la surface de l'organe, la partie externe comme la partie interne, où ils sont toutefois moins nombreux. Au moment où le capitule épanouit ses fleurs, les bractées de l'involucre sont légèrement réfléchies vers le bas (pl. III). Leur pointe ne dépasse guère le niveau des fleurs. Nous avons également remarqué que chacune de ces bractées involucrales portait chaque fois une fleur à son aisselle. Donc, bractées involucrales, elles jouent encore le rôle de bractée-mère de fleurs.

Les Bractées-Mères des Fleurs. — Chez *Dipsacus pilosus*, on ne peut guère parler de formes intermédiaires entre les bractées de l'involucre et les bractées-mères des fleurs. Ces dernières se présentent sous la forme de lamelles d'environ 10 mm de long; incolores et membraneuses dans leur moitié inférieure, elles portent du pigment chlorophyllien dans leur moitié supérieure : chlorophylle qui est souvent masquée par un pigment caroténoïde. Cette partie supérieure se résoud en une pointe longuement effilée, portant à droite et à gauche, ainsi que sur la nervure médiane, des poils tecteurs raides très longs. Avant l'épanouissement des fleurs, les boutons floraux sont dépassés par la pointe effilée des bractées. Quand la fleur est épanouie, la pointe des bractées affleure légèrement au-dessous de l'extrémité du lobe du pétale médian-antérieur : disposition rappelant ce qui se passe chez *Succisa pratensis* (p. 112).

La Fleur. — La fleur infundibuliforme, dont la couleur est d'un blanc très légèrement jaunâtre, mesure entre 8 et 9 mm de long, et cela à quelque zone du capitule qu'elle puisse appartenir. Il en est de même du degré de zygomorphisme provoqué par la différence de dimension entre le lobe du pétale médian-antérieur,

plus long que le lobe postérieur de la corolle. La différence de niveau entre ces deux organes est toujours de 1 à 1,5 mm.

Le nombre des fleurs porté par le capitule varie suivant la position de ce capitule sur le pied : un capitule porté par un pédoncule principal peut produire entre 112 et 132 fleurs; un capitule terminant un rameau latéral n'en porte que 70 à 82.

L'Androcée. — Des quatre étamines de l'androcée, les deux antérieures sont plus courtes que les deux postérieures, et cela d'une fraction de millimètre seulement. Cette même différence entre la paire postérieure et la paire antérieure se retrouve pour l'ensemble des fleurs d'un capitule.

Cependant, chez cette espèce, nous avons rencontré de nombreuses exceptions. Ainsi, nous avons observé des cas où les étamines postérieures sont plus longues que les étamines antérieures, et cela de 1 mm; d'autres, où les étamines postérieures étaient plus petites que les antérieures; et enfin, nous connaissons des cas où les dimensions des deux paires d'étamines étaient sensiblement égales. Ces différences dans la taille des étamines sont uniquement dues au filet.

Les Anthères sont d'un rouge-brun foncé. Elles mesurent toutes environ 2 mm de long sur 1 mm de large. Au moment de la déhiscence, elles livrent un pollen d'un gris brillant. Au bout des filets dressés et droits, les anthères se placent horizontalement ou obliquement, dirigeant ainsi leur surface pollinifère vers le haut. Placées ainsi à environ 3 mm au-dessus du niveau de la corolle, ces anthères mettent leur pollen à la disposition des insectes.

A côté de ces étamines constituées normalement, nous en avons rencontré d'autres qui étaient caractérisées par une couleur jaune clair et où filets et anthères étaient fortement réduits. A l'examen microscopique, nous avons constaté : soit l'absence complète de pollen, soit la présence de pollen avorté. S'agit-il de *gynomonoecie* ou de *paragynomonoecie?* Pour le moment, la question reste sans réponse.

Le Style. — Au moment où cet organe a atteint sa taille définitive et quand son stigmate est nubile, il atteint une longueur de 7 à 8 mm. Par conséquent, le style n'arrive pas à émerger longuement au-dessus du niveau de la corolle (fig. 20). Aussi, la pollinisation ne peut-elle s'effectuer que par l'intermédiaire des insectes plongeant la partie antérieure de leur corps dans le tube corollin. A cet effet, les insectes se servent de l'extrémité des bractées-mères des fleurs comme point d'appui. Le stigmate nubile est formé par deux branches le plus souvent inégalement développées. Hegi (**19**, p. 285) présente une figure d'une fleur de *Dipsacus pilosus*, où les deux branches stigmatiques ont un développement égal.

BIOLOGIE FLORALE

Après avoir pris connaissance des divers dispositifs que peut comporter un capitule de *Dipsacus pilosus*, nous allons procéder à l'étude de leur fonctionnement. Nous examinerons en premier lieu quel est l'ensemble des phénomènes qu'on observe au cours de l'anthèse d'une fleur, prise isolément, et, en deuxième lieu, les phénomènes biologiques se déroulant à la surface d'un capitule, depuis le moment de l'épanouissement de la première fleur, jusqu'au moment de la chute de la dernière.

Histoire biologique de fleurs Dipsacus pilosus prises isolément

Etude de fleurs de la zone moyenne d'un capitule

Le 5 août à

9 h — Le bouton floral commence à dégager le lobe de son pétale médian-antérieur.

9 h 30 — Les lobes des pétales sont écartés davantage; on aperçoit les filets des étamines reployés en crosse. A ce moment, on ne sait encore laquelle des quatre étamines sera favorisée dans l'ordre de l'épanouissement : les quatre crosses staminales présentant la même disposition.

9 h 45 — L'anthère de l'*étamine postérieure droite* est déjà en déhiscence, alors qu'elle dépasse à peine la gorge corolline.

10 h — Les *étamines postérieure droite* et *antérieure droite* ont leurs filets dressés et légèrement incurvés. Les deux autres étamines sont encore incluses.

10 h 15 — Les *étamines postérieure droite* et *antérieure droite* sont dressées. Les deux autres se sont dégagées du tube de la corolle. Leurs filets sont encore plus ou moins incurvés.

10 h 30 — Les quatre étamines en déhiscence sont dressées aux quatre échancrures de la corolle. Leurs surfaces polliniféres sont dirigées vers le haut.

13 h — Il ne reste plus que quelques rares grains de pollen à la surface des anthères : la majeure partie de ce pollen ayant été emportée par les insectes.

16 h 30 — A ce moment, le style mesure 5 à 6 mm de long. Le stigmate n'est pas encore pollinisé.

6 août à

7 h 30 — Les filets des étamines sont flasques. A ce moment, le stigmate devient réceptif; il se couvre de pollen. Le style mesure à ce moment près de 7 mm.

Au cours de la matinée, le stigmate continue à se couvrir de pollen et les choses en restent là pour le reste de la journée.

7 août

Au cours de la matinée, la fleur flétrie se détache du réceptacle.

Etude de fleurs de la région périphérique

5 août à

9 h — Les lobes de la corolle sont écartés. On aperçoit les filets des anthères courbés en crosse.

9 h 15 — *Les anthères des étamines : postérieure droite, postérieure gauche* et *antérieure gauche,* sont au-dessus du niveau de la corolle et en déhiscence. Les filets sont encore très courbés. L'*étamine antérieure droite* est légèrement en retard, mais elle, aussi, est déjà en déhiscence.

9 h 30 — Les *deux étamines postérieures* ont leurs filets dressés et droits. Les *deux étamines antérieures* ont leurs filets encore incurvés, mais les anthères sont au-dessus du niveau de la corolle.

9 h 45 — Les *deux étamines antérieures* continuent à se dresser.

10 h — Les quatre étamines sont dressées aux quatre angles de la fleur.

10 h 30 — La plus grande partie du pollen est déjà enlevée par les insectes. A ce moment, le style mesure 5 mm. Le stigmate n'est pas encore pollinisé.

13 h — Le pollen des quatre anthères est entièrement enlevé.

17 h 15 — Les filets sont encore dressés et droits; les anthères sont en partie tombées. A ce moment, le style mesure 6,5 mm avec quelques rares grains de pollen à la surface du stigmate. Il est donc réceptif.

6 août

Au cours de la matinée, le stigmate continue à se charger de pollen.

17 h 15 — La fleur est flétrie, elle brunit et s'apprête à tomber.

Les figures 17 à 20 résument les phénomènes qui se succèdent dans les fleurs de *Dipsacus pilosus* au cours de l'anthèse.

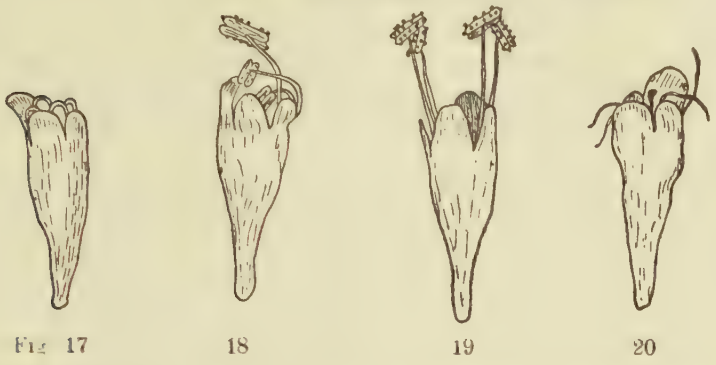


Fig. 17 18 19 20

Fig. 17 à 20. — *DIPSACUS PILOSUS. — Figures illustrant les principaux stades que parcourt une fleur au cours de son anthèse. — Gross. 3 environ.*

Les deux modalités concernant la durée du séjour d'une fleur à la surface d'un capitule ne sont pas particulières à une région donnée. La modalité la plus communément rencontrée par nous est celle où le stigmate se pollinise timidement dès la fin de cette même journée qui a vu épanouir la fleur. La pollinisation s'intensifie au courant de la matinée du lendemain et, vers la fin de l'après-midi de cette même journée, la fleur se flétrit et est prête à tomber. Le fait que, dans un cas, le stigmate se couvre de pollen dès la fin de la première journée et, dans d'autres cas, au cours de la matinée du deuxième jour seulement, est dû, à notre avis, à cette particularité que les fleurs de cette plante ne s'ouvrent que le matin; le pollen est rapidement enlevé et à la fin de cette première journée, quand les stigmates sont nubiles, les insectes ont déjà déposé leur pollen ailleurs. Donc, si à la fin de la première journée on ne remarque qu'une très faible pollinisation, ou même un défaut complet de pollinisation du stigmate, c'est, à notre avis, par carence de pollen et non par défaut de réceptivité du stigmate. La différence dans le comportement de ces deux sortes de fleurs n'est donc pas une différence essentielle; elle est attribuable à une cause de nature accidentelle, fortuite. Ce phénomène rappelle ce que nous avons observé chez le *Dipsacus silvestris* (voir page 18).

Un autre phénomène caractéristique de la biologie florale de *Dipsacus pilosus* est la rapidité avec laquelle les étamines livrent leur pollen. Dans tous les cas observés, la déhiscence s'est produite avant le déploiement complet des étamines. Dans nombre de cas, nous avons même pu constater la déhiscence chez des anthères encore incluses dans les boutons floraux avancés, avant leur épanouissement.

La vitesse du déploiement des étamines est également digne d'attention. Ainsi, dans le cas d'une fleur périphérique, non analysée en détails, les pétales commencent à s'écarter à 10 h. 30 seulement. A 11 h., les quatre étamines sont déjà dressées et en déhiscence. Le temps nécessaire à l'accomplissement de ce phénomène est compris, chez cette espèce, entre 30 et 45 minutes. Nous rappelons que nos observations ont toujours été effectuées par beau temps.

En ce qui concerne l'ordre d'épanouissement des quatre étamines d'une fleur de *Dipsacus pilosus*, il est à remarquer que la modalité classique, « *type Knautia* » (p. 63), est loin d'être régulière ici. Ainsi la figure 17 représente une fleur aux lobes corollins, écartés, montrant les quatre filets courbés en crosse et de dimensions sensiblement égales. Nous avons pu observer des fleurs où les quatre étamines se lèvent à peu près simultanément. Plus haut nous signalions le cas d'une fleur périphérique, où une des étamines postérieures et une étamine antérieure se levaient au même moment. La figure 18 représente une fleur où trois étamines, les deux postérieures et l'antérieure gauche, sont en voie d'épanouissement. Une autre fleur périphérique, cependant, nous a mis en présence d'un cas se rapprochant davantage de la modalité présenté par le cas classique:

à 9 h 15, l'*étamine postérieure gauche* est dressée et en déhiscence;

à 9 h 45, l'*étamine postérieure droite* se déploie;

à 10 h 00, les quatre étamines de la fleur sont épanouies.

Si, dans la majorité des cas, la modalité classique « *type Knautia* » n'est pas observée au cours de l'épanouissement des étamines, ceci tient vraisemblablement à la grande rapidité avec laquelle s'opère ce phénomène chez *Dipsacus pilosus* (30 minutes en moyenne). En effet, si, pour une raison ou pour une autre, ce phénomène marche à une cadence plus lente (45 minutes), l'ordre normal reparaît.

Le pollen, une fois enlevé par les insectes : moment qui coïncide avec le début de l'après-midi (vers 13 h.), la fleur passe par un état neutre de très peu de durée, car, comme nous l'avons vu, le stigmate semble prêt, dès la fin de la journée, à recevoir l'agent fertilisant.

Histoire biologique de capitules de Dipsacus pilosus

Comme pour les deux autres espèces de *Dipsacus*, étudiées plus haut, la zone florale qui donne le signal à l'épanouissement des capitules de *Dipsacus pilosus* est également la zone moyenne (pl. III).

Cette zone privilégiée se trouve localisée à l'endroit où le capitule présente une courbure maxima. Cette disposition se retrouve d'ailleurs intégralement dans le capitule de *Succisa pratensis*. Ainsi, le

5 août,

la première fleur du capitule qui s'ouvre est une fleur de la zone moyenne. Cet épanouissement s'est produit au cours de la matinée et, pendant tout le reste de la journée, les choses en restent là.

6 août

Les fleurs de la zone annulaire moyenne se sont toutes épanouies, sauf trois; mais déjà, à ce moment, une onde basale entre en action et provoque l'épanouissement d'un certain nombre de fleurs périphériques.

7 août

Les zones basale et moyenne sont le point de départ de deux ondes d'épanouissement à direction ascendante ou centripète. En même temps, les deux cercles floraux (basal et moyen) achèvent d'épanouir leurs dernières fleurs.

8 août

On assiste à l'épanouissement de fleurs des zones centrales et sous-moyennes. Mais, au cours de la matinée du 8 août, les deux ondes n'arrivent pas encore à leurs termes; il reste encore des fleurs centrales et des fleurs sous-moyennes à épanouir.

A ce moment, la zone moyenne, la première épanouie, est déjà dépourvue de fleurs. La zone périphérique présente l'aspect suivant : des vides dûs aux fleurs épanouies le 6 août et qui sont tombées le 8; ensuite, des fleurs à étamines dressées et des fleurs prêtes à tomber : ce sont celles épanouies le jour précédent. Elles montrent un stigmate fortement pollinisé. A côté de cet ensemble, on peut encore voir des fleurs périphériques non épanouies.

9 août

Les dernières fleurs des capitules s'ouvrent.

10 août

La dernière fleur tombe.

Donc, parallèlement à ce qui se passe chez *Dipsacus silvestris* et chez *Dipsacus laciniatus*, et contrairement à ce que nous verrons pour les espèces *Knautia arvensis*, *K. silvatica*, *Succisa pratensis* et *Cephalaria tatarica*, un capitule de *Dipsacus pilosus*, au

cours de son anthèse, montre simultanément, à un moment donné : des fleurs en boutons, des fleurs épanouies et des vides dûs aux fleurs tombées. A aucun moment, l'ensemble d'un capitule de *Dipsacus pilosus* n'est recouvert de fleurs épanouies. Cette observation est d'autant plus intéressante, qu'elle permet de discerner, dès l'abord, les capitules de *Dipsacus pilosus* normaux de ceux qui sont attaqués par *Peronospora violacea.* Nous savons que chez ces derniers, les fleurs persistent et se dessèchent à la surface du capitule. Ce fait est dû à cette particularité que, comme chez *Dipsacus silvestris* et *D. laciniatus,* le stade femelle s'installe peu de temps (environ 4 heures) après la fin du stade mâle, et qu'il est lui-même de courte durée. De cette façon, le cycle complet d'une fleur ne demandant que trente heures en moyenne, les fleurs épanouies les premières ont terminé leur anthèse longtemps avant que les dernières fleurs du capitule (zone centrale et zone sous-moyenne) s'apprêtent à s'ouvrir.

Les capitules globuleux de *Dipsacus pilosus* sont parcourus par deux ondes centripètes dont les parties frontales sont (considérées au cours de la matinée) au stade mâle, alors que les parties postérieures se trouvent au stade femelle. Nous avons déjà vu ailleurs (voir p. 18) qu'un tel agencement favorise considérablement la pollinisation allogamique par gitonogamie intracapitulaire : les insectes, en puisant le nectar secrété à la surface ovarienne, transportent le pollen des fleurs épanouies au cours de la matinée sur les stigmates réceptifs des fleurs ouvertes depuis le jour précédent.

Résumé

Les faits relatifs à la *Morphologie* et à la *Biologie Florale* de *Dipsacus pilosus* peuvent se résumer comme suit :

Morphologie florale. — Les fleurs infundibuliformes de *Dipsacus pilosus* mesurent 8 à 9 mm de long. Elles naissent à l'aisselle des bractées-mères, se présentant sous la forme de lamelles d'environ 10 mm de long. Le degré de zygomorphisme des fleurs est uniformément de 1 à 1,5 mm. Les quatre étamines portent, au bout de leurs filets détendus, des anthères d'un rouge-brun foncé qui livrent, au moment de leur déhiscence, un pollen d'un gris brillant. Ce pollen est facilement et rapidement enlevé par les insectes visiteurs : les anthères en déhiscence venant se placer à 3 mm au-dessus du niveau de la corolle.

Au moment de la maturité du stigmate, le style atteint une longueur de 7 à 8 mm ; il n'émerge donc guère au-dessus du niveau de la corolle.

Biologie florale. — Les fleurs ne s'épanouissent qu'au cours de la matinée. Le mouvement staminal qui, lui aussi, n'a lieu que le matin, est caractérisé par sa grande rapidité : en trente minutes en moyenne, l'anthère se lève et entre en déhiscence. La rapidité du mouvement de chaque étamine et les intervalles très brefs séparant le déploiement des quatre étamines semblent masquer l'ordre normal du phénomène. Cependant, si pour une raison ou pour une autre, ce phénomène marche au ralenti, l'ordre normal reparaît.

Le stigmate devient réceptif dès la fin de la première journée; mais, par suite de la carence du pollen qui est toujours plus ou moins prononcée à ce moment, la pollinisation est insignifiante; le lendemain, au cours de la matinée, il se couvre abondamment de pollen. Vingt-quatre heures plus tard, la fleur, ayant terminé son cycle, est prête à tomber.

La modalité suivant laquelle les ondes d'épanouissement cheminent à la surface des capitules de *Dipsacus pilosus*, est très différente de celle constatée chez les deux autres espèces du même genre, étudiées antérieurement : deux ondes, l'une originaire de la zone moyenne, l'autre de la zone basale, progressent, toutes les deux, à la surface du capitule, en direction ascendante. Cinq jours sont généralement requis, pour parcourir les régions qui leur sont assignées.

CHAPITRE II

Genre Knautia L.

SOUS-CHAPITRE I

KNAUTIA SILVATICA

Nos observations sur la biologie florale de *Knautia silvatica* ont été réalisées sur des individus vivant sur les plate-bandes d'essai du Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg. En été 1935, le nombre des pieds en floraison était de 117; il est monté à 412 au cours de l'année 1937. Cet ensemble de pieds constituait une culture pédigrée, à partir de pieds gynomonoïques et de pieds femelles, en vue de la connaissance des lois régissant l'hérédité des trois formes sexuelles (**28**, pp. 190-204).

Notre étude comprendra, comme pour les cas précédents, deux chapitres : l'un ayant pour but la description des dispositifs de l'appareil floral; l'autre, l'étude du fonctionnement de ce même appareil. Dans le premier chapitre, nous exposerons également tout ce qui est particulier à la floraison de cette espèce.

MORPHOLOGIE FLORALE

Sur notre terrain d'essai, *Knautia silvatica* commence à fleurir au début du mois de juin (résultat de l'observation pendant quatre années successives : 1933, 1934, 1935 et 1936). La plante fleurit continuellement jusque vers le milieu du mois d'août : époque caractérisée par son déclin. Cette espèce étant gynodioïque, nous avons constaté qu'au début de l'époque de floraison, les individus femelles sont favorisés par rapport aux individus hermaphrodites.

En effet, le 24 mai 1934, les plantes ne fleurissant pas encore, les individus femelles sont plus avancés dans le développement de leur appareil végétatif que les individus hermaphrodites. Le premier capitule qui s'épanouit le 8 juin 1935 est un capitule femelle, appartenant à un pied rigoureusement femelle. Le 14 juin 1935, on remarque que sur 12 capitules épanouis, 9 sont femelles, 2 sont hermaphrodites, 1 autre capitule femelle est en fructification. Le 15 juin, on a sur 17 capitules épanouis : 14 capitules femelles et seulement 3 capitules hermaphrodites. Le premier capitule de *Knautia silvatica* qui s'épanouit le 2 juin 1936 est encore un capitule femelle.

Cette avance qu'ont les pieds femelles sur les pieds hermaphrodites est manifeste, et, comme pour *Knautia arvensis, nous* l'expliquons en disant que les capitules femelles peuvent être prêts à l'épanouissement avant les autres, parce qu'il ne leur incombe pas de développer une androcée fertile. Comme pour *Knautia arvensis, la couleur des capitules* relève, suivant l'époque de l'observation, tantôt du bleu-rose clair, tantôt du bleu-violet clair. Au moment où les fleurs d'un capitule sont en voie d'épanouissement, la corolle présente la teinte du bleu-rosée qui, à un stade ultérieur, fait place à la teinte bleu-violette.

Le *nombre des fleurs* que porte un capitule dépend de la position de ce dernier (suivant qu'il est porté par un pédoncule principal ou latéral) et du moment de l'époque de floraison. Ainsi, au début du mois de juin, les premiers capitules contiennent 60 à 68 fleurs. Les capitules latéraux, apparus un peu plus tard, sont très souvent de taille plus réduite et comptent 45 à 50 fleurs. Le diamètre des capitules varie dans le même sens : il est d'environ 4 cm pour les capitules apparus les premiers, et 3 cm pour les capitules à position latérale. Dans la deuxième moitié ou vers la fin de l'époque de floraison de cette espèce, il apparaît des capitules ne portant qu'un nombre très réduit de fleurs. Ainsi, nous avons remarqué, le 1er août 1935, des capitules à 22, 21, 18, 17 ou même 16 fleurs. Ces capitules pauciflores, d'un diamètre de beaucoup inférieur au précédent, renferment cependant des fleurs constituées sur le type normal.

Le capitule de *Knautia silvatica*, comme celui de *Knautia arvensis*, possède un involucre entourant à sa base l'ensemble de l'inflorescence, et un réceptacle sur lequel s'insèrent les fleurs. Ici, pas plus que chez la Scabieuse des champs, il n'existe de bractées-mères des fleurs, comme nous le voyons dans les genres *Dipsacus* et *Cephalaria*. Nous savons depuis Van Tieghem (50, p. 154), que les bractées-mères avortent complètement dans les trois genres suivants : *Knautia* L.,, *Tricheranthes* Schur et *Trichera* Schrad. Elles sont représentées sur le réceptacle par de longs poils qui hé-

rissent sa surface. Ces poils raides sont surtout bien visibles au moment de la maturation des akènes. Cette particularité de la présence ou de l'absence de bractées-mères, ou leur remplacement par des poils, a une certaine importance dans la systématique des genres de cette famille. Ainsi, Van Tieghem constate que *Knautia plumosa* de Linné possède un réceptacle complètement glabre; l'auteur considère cette espèce comme le type d'un genre nouveau et qu'il appelle *Coulterella.*

L'Involucre est formé par un ensemble de lamelles foliacées disposées autour de l'axe pédonculaire sur deux ou trois rangs. Les plus externes sont à la fois les plus larges et les plus longues : de forme ovo-lancéolée (Hegi, **19**, p. 300), elles mesurent de 5 à 7 mm de largeur maxima, sur 15 à 20 mm de long. Les bords de ces bractées sont munis de soies d'environ 3 mm de long et à direction ascendante. Ces éléments font défaut du côté de l'extrémité pointue de l'organe. Au microscope, on remarque qu'il s'agit de poils tecteurs unicellulaires. On voit, en plus, des poils tecteurs beaucoup plus petits, ainsi que des poils secréteurs capités. La couleur verte de ces organes diminue d'intensité à mesure que l'on s'approche de leur point d'insertion. Les bractées plus internes, dont la surface est en partie cachée par les précédentes, sont caractérisées par une diminution de la largeur (2 mm) et de la longueur (10 à 15 mm) en même temps que, dans la partie recouverte, la pigmentation est moins intense.

Le Réceptacle présente, au moment de la floraison, une section verticale ogivale surbaissée de 2 à 3 mm de base et de 3 mm de haut. Dans la suite, il augmente légèrement de volume. La cavité réceptaculaire est en rapport avec le canal axial creux de la tige; elle est remplie par un tissu spongieux peu dense, qui, au moment de la maturité, se présente sous forme de trabécules sinueux.

Les Fleurs. — Nous étudierons d'abord les fleurs d'un capitule hermaphrodite.

	Longueur des fleurs en mm.	*Degré de zygomorphisme en mm.*
Zone périphérique...	17 à 20	5 à 6
Zone sub-périphérique	11 à 12	2 à 4
Zone moyenne	9 à 10	1 à 2
Zone centrale	9 à 10	1 à 2

De cette étude, il se dégage qu'en deçà de la rangée des fleurs périphériques et jusqu'au sommet du capitule, toutes les fleurs,

fortement zygomorphes et très apparentes, grâce au développement du lobe du pétale antérieur (9 à 10 mm de long sur 5 mm de large) intensément coloré, sont construites sur le même plan. Elles gardent toutes, même les plus centrales, le même degré de zygomorphisme, d'ailleurs peu accentué si on le compare à celui des fleurs périphériques. Entre ces deux catégories de fleurs, il existe une zone de transition : la zone sub-périphérique.

En ce qui concerne les fleurs des capitules femelles, il existe, comme pour *Knautia arvensis*, deux catégories principales de capitules : phénomène qui se dégage d'ailleurs de l'étude comparée des données numériques ci-dessous.

	Longueur des fleurs en mm.		*Degré de zygomorphisme en mm.*	
	I	II	I	II
Zone périphérique ...	16 à 18	—	4 à 6	—
Zone sub-périphérique	11 à 13	9 à 10	3 à 5	2
Zone moyenne	8 à 9	9 à 10	1 à 2	2
Zone centrale	8 à 9	9 à 10	1 à 2	1,5 à 2

Ces deux sortes de capitules se distinguent, à première vue, par ce fait que dans l'une il existe des fleurs périphériques rayonnantes, qui font défaut dans l'autre. En effet, la zone périphérique de ce dernier genre de capitules est occupée par des fleurs avortées, en boutons, ne s'ouvrant jamais. De plus, toutes les fleurs de ces capitules se ressemblent au point de vue des dimensions. Par suite de l'absence des fleurs périphériques rayonnantes, le diamètre du capitule, au lieu d'être de 3,5 à 4 cm comme pour le capitule femelle de la première série, tombe à 2 cm. Ces deux sortes de capitules peuvent coexister sur le même pied.

Les capitules femelles, de dimensions plus réduites, peuvent porter jusqu'à 60 fleurs; les capitules normaux jusqu'à 73; et comme un capitule femelle normal possède habituellement autour de 17 fleurs périphériques, on peut admettre qu'il s'agit là de capitules normaux dont les fleurs périphériques ont avortées. Citons encore l'existence de capitules femelles de dimensions intermédiaires à fleurs périphériques rayonnantes et dont le diamètre est de 2,5 à 3 cm. Ils portent jusqu'à 50 à 52 fleurs.

Les Etamines. — L'androcée d'une fleur hermaphrodite est formée par quatre étamines : deux antérieures et deux postérieures. Le filet mesure 10 à 11 mm quand il est épanoui. Avant l'épanouissement, il est courbé en crosse, formant ainsi deux branches dont

l'une, la plus longue, est fixée sur la corolle, tandis que l'autre, vers l'axe de la fleur, porte à son extrémité l'anthère. Cette anthère épanouie mesure, avant sa déhiscence, un peu plus de 3 mm de long sur 1 mm de large. Sa couleur est d'un rose légèrement bleuté. Le filet est dorsifixe et médifixe. Avant l'épanouissement, l'anthère est parallèle à l'axe du filet. Au moment de la déhiscence, quand le filet est dressé, l'anthère se place dans un plan horizontal ou légèrement oblique par rapport à l'axe du filet. La surface déhiscente offre donc son pollen vers le haut, où il sera très facilement enlevé par les insectes. Le pollen enlevé, l'anthère vide prend un aspect tout à fait différent : elle est nettement bleue. Donc, si l'anthère avant sa déhiscence était de couleur complètement différente, c'est que l'anthocyane de ces cellules épidermiques était masquée par la couleur rouge brique des grains de pollen contenus dans les sacs. La matière colorante bleue se trouve dans une vacuole de cellules épidermiques.

Le Style. — Le style à stigmate nubile d'une fleur hermaphrodite mesure : 15 à 16 mm pour les fleurs de la périphérie, 13 mm pour les fleurs moyennes, 13 mm pour les fleurs centrales et 14 à 15 mm pour les fleurs sub-périphériques. Dans le cas des capitules femelles, on a : 16 à 17 mm pour les fleurs de la périphérie, 13 à 14 mm pour les fleurs centrales et moyennes, et 15 à 16 mm pour les fleurs de la zone sub-périphérique. Nous voyons donc que, tout comme pour les dimensions de la corolle, dans le cas des styles, il y a une distinction à faire entre ceux de la périphérie, les plus longs, ceux des régions médiane et centrale, qui sont tous de la même dimension, et ceux de la région sub-périphérique, qui présentent des organes de dimensions intermédiaires. En outre, nous remarquons que les styles des capitules unisexués femelles ont des dimensions très légèrement supérieures à ceux des capitules hermaphrodites. Ces organes, au moment de la maturité du stigmate, possèdent une courbure à concavité interne. Etant donné les dimensions florales d'une part et les dimensions stylaires d'autre part, le stigmate se trouve à une hauteur bien déterminée au-dessus du niveau de la corolle. Cette hauteur est, dans le cas des capitules femelles et hermaphrodites, de 4 à 5 mm comptés à partir de l'extrémité du lobe corollin postérieur. Le stigmate nubile se présente sous la forme d'un organe le plus souvent bilobé; le tissu réceptif occupe une zone marginale étroite qui se distingue, même avant la pollinisation, par un reflet gras et une coloration anthocyanique tranchant nettement avec celle de la région centrale du stigmate, moins pigmentée et sèche. Les grains de pollen se fixent sur cette région marginale pour y germer.

BIOLOGIE FLORALE

Histoire biologique de fleurs prises individuellement

Les Fleurs hermaphrodites. — Dans le bouton floral, le lobe corollin postérieur, le plus petit, est recouvert par les deux latéraux qui, à leur tour, sont protégés par le lobe antérieur, le plus long. Cette disposition est particulièrement nette pour les fleurs périphériques à lobe antérieur plus développé. Au moment où les lobes s'écartent, on aperçoit dans le tube corollin les quatre crosses correspondant aux quatre filets courbés.

Nous allons examiner le mode et la succession de l'épanouissement des quatre étamines, en notant le temps nécessaire à l'accomplissement de ce phénomène. Cette étude a été entreprise sur des fleurs des régions périphériques, moyennes et centrales : fleurs appartenant soit au même pied, soit à des pieds différents. Ces observations ont été réalisées au cours des étés 1935 et 1936, pendant des journées de grand soleil.

Observations sur l'ordre de déploiement des étamines de diverses fleurs des diverses zones de capitules de *Knautia silvatica.*

1) Fleur de la zone périphérique

Temps *Heure*	*Et. postérieure gauche*	*Et. postérieure droite*	*Et. antérieure gauche*	*Et. antérieure droite*
9,40	Filet dressé; anthères à moitié vidées			
11,10	Anthères entièrement vidées, bleues			
11,35		Filet dressé, anthère en déhiscence		
12,15		Anthère vidée bleue		
13,00			Filet en crosse proéminente	
13,45			Anthère vidée, bleue	
14,30				Filet en crosse proéminente
15,15				Anthère vidée, bleue

2) Fleur de la zone périphérique

Temps *Heure*	*Et. postérieure droite*	*Et. postérieure gauche*	*Et. antérieure droite*	*Et. antérieure gauche*
7,30	La crosse du filet est fortement accentuée			
8,45	Filet dressé; anthère non encore en déhiscence			
9,40	Anthère bleue, donc pollen enlevé			
12,15	Filet flasque et anthère tombée	Filet dressé et anthère en déhiscence		
13,00		Anthère vidée, donc bleue	Filet dressé, anthère bleue	
13,45		Anthère bleue	Anthère bleue	
14,30		Filet flasque		
15,15				Filet dressé et anthère en déhiscence
16,00				Anthère vidée, bleue
16,50				»

3) Fleur de la zone périphérique

Temps *Heure*	*Et. postérieure gauche*	*Et. postérieure droite*	*Et. antérieure gauche*	*Et. antérieure droite*
10,50	Filet en crosse proéminente			
11,35	Anthère en déhiscence	Filet en crosse accentuée		
12,15	Anthère vidée bleue	Et. dressée, non encore en déhiscence		
13,00	Etamine en voie de flétrissement	Anthère vidée, bleue		
13,45		Etamine en voie de flétrissement	Filet en crosse proéminente	
14,30			Etam. dressée et en déhiscence	
15,15			Anthère vidée, bleue	Filet en crosse très accentuée
16,00			Etamine en voie de flétrissement	Etam. dressée, anthère non encore en déhiscence
16,50				Anthère vidée, bleue

4) Fleur de la zone périphérique

Temps *Heure*	*Et. postérieure gauche*	*Et. postérieure droite*	*Et. antérieure gauche*	*Et. antérieure droite*
7,45	Filet en crosse plus accentué que chez les 3 autres étamines			
9,00	Les 2 branches du filet en angle droit			
9,20	Filet dressé, anthère en déhiscence			
9,40	Anthère vidée, bleue			
10,15		Filet en crosse accentué		
10,50		Anthère vidée, bleue		
11,35				
12,10				
13,00			Etam. dressée et en déhiscence	
13,45			Etam. vidée, bleue	
14,30				Etam. dressée non encore en déhiscence
15,15				Etam. vidée, bleue
16,00				Etam. flétrie

5) Fleur de la zone périphérique

Temps *Heure*	*Et. postérieure gauche*	*Et. postérieure droite*	*Et. antérieure gauche*	*Et. antérieure droite*
10,50	Filet en crosse très soulevée			
11,35	Etamine dressée et en déhiscence	Filet en crosse soulevée		
12,20	Anthère en partie vidée	Filet dressé, anthère non encore en déhiscence		
13,00	Anthère entièrement vidée, donc bleue	Anthère vidée, bleue		
13,45	Etamine commence à se flétrir		Filet en crosse proéminente	
14,30			Etam. dressée	Filet en crosse soulevée
15,15			Anthère vidée, bleue	Les deux branches du filet en angle droit
16,00				Anthère en partie vidée
16,50				Anthère entièrement vidée

6) Fleur de la zone moyenne

Temps *Heure*	*Et. postérieure droite*	*Et. postérieure gauche*	*Et. antérieure droite*	*Et. antérieure gauche*
7,30	Filet en crosse proéminente			
7,40	Les 2 branches du filet à angle droit			
10,20	Filet dressé et en déhiscence			
10,50	Anthère en partie vidée			
11,35	Anthère entièrement vidée	Les deux branches du filet à angle droit		
12,15	Etam. en voie de flétrissement	Etamine dressée		
13,00		Etamine vidée, bleue		
13,45		Etamine en voie de flétrissement	Filet dressé, anthère en déhiscence	
14,30			Anthère bleue	Filet dressé, anthère en déhiscence
15,15			»	Anthère bleue
16,00			Etam. flétrie	Etamine en voie de flétrissement

7) Fleur de la zone moyenne

Temps *Heure*	*Et. postérieure gauche*	*Et. postérieure droite*	*Et. antérieure gauche*	*Et. antérieure droite*
9,45	Filet en crosse assez avancée			
10,10	Les deux branches du filet en angle droit			
10,50	Filet dressé anthère en déhiscence			
11,35	Anthère vidée bleue	Filet en crosse proéminente		
12,20	Anthère bleue	Anthère vidée, bleue		
13,00				
13,45			Filet en crosse accentuée	
14,30			Etam. dressée Anthère en déhiscence	
15,15			Anthère vidée, bleue	
16,00			Etamine en voie de flétrissement	
16,50				Non observé

8) Fleur de la zone centrale

Temps *Heure*	*Et. postérieure droite*	*Et. postérieure gauche*	*Et. antérieure droite*	*Et. antérieure gauche*
7,45	Filet en crosse plus détendue que celle des trois autres étamines			
8,45	Filet dressé anthère non encore en déhiscence			
9,00	Déhiscence			
9,25	Anthère en partie vidée			
10,10	Anthère bleue			
11,00	»	Les deux branches du filet en angle droit		
11,40	»	Anthère vidée, bleue		
12,10	Etamine en voie de flétrissement	»		
13,00		»	Filet en crosse soulevée	
13,45		Etamine en voie de flétrissement	Filet dressé, anthère bleue	
14,30			»	
15,15			Etamine en voie de flétrissement	Filet en crosse détendue
16,00			»	Anthère vidée, bleue
16,50			»	»

9) Fleur de la zone centrale

Temps *Heure*	*Et. postérieure droite*	*Et. postérieure gauche*	*Et. antérieure droite*	*Et. antérieure gauche*
10,10	Filet en crosse			
10,50	Filet dressé très soulevée anthère en déhiscence	Filet en crosse très accentuée		
11,35	Anthère bleue	Anthère bleue		
12,20	Etamine en voie de flétrissement	»		
13,00		Etamine en voie de flétrissement		
13,45			Les deux branches du filet en angle droit	
14,30			Filet dressé, anthère en déhiscence	
15,15			Anthère bleue	Filet dressé,
16,00			Etamine en voie de flétrissement	Anthère bleue
16,50				Etamine en voie de flétrissement

10) Fleur de la zone centrale

Temps *Heure*	*Et. postérieure gauche*	*Et. postérieure droite*	*Et. antérieure gauche*	*Et. antérieure droite*
10,15	Les deux branches du filet à angle droit			
10,50	Filet dressé, anthère vidée bleue			
11,40	Etamine en voie de flétrissement	Filet en crosse peu accentuée		
12,10		Filet en crosse très accentuée		
13,00		Filet dressé, anthère bleue		
13,45		»	Filet dressé, anthère en déhiscence	
14,30		»	Anthère bleue	
15,15		Etamine en voie de flétrissement	»	Filet en crosse
16,00			Etamine en voie de flétrissement	Filet en crosse proéminente
16,50				Anthère bleue
18,00				Etamine en voie de flétrissement

11) Fleur de la zone sub-périphérique

Heure	*Et. postérieure gauche*	*Et. postérieure droite*	*Et. antérieure gauche*	*Et. antérieure droite*
15 juillet				
10,15	Filet en crosse proéminente			
11,00	Filet dressé, anthère non encore en déhiscence			
11,45	Anthère vidée bleue	Filet en crosse proéminente		
12,30	»	Anthère vidée, bleue		
13,30	»			
14,20	Anthère tombée			
15,00			Filet en crosse assez avancée	
15,45			Anthère vidée, bleue	
20,00				Etamine encore incluse
16 juillet				Anthère dépourvue de pollen, bleue

12) Fleur de la zone moyenne

Temps *Heure*	*Et. postérieure droite*	*Et. postérieure gauche*	*Et. antérieure droite*	*Et. antérieure gauche*
8,00	Filet en crosse accentuée			
9,15	Etamine en train de se lever, le filet encore très courbé			
10,00	Anthère privée de pollen			
10,45	Anthère bleue	Filet en crosse très accentuée		
11,30	»	Anthère privée de pollen		
12,15	Anthère tombée	Anthère bleue	Filet en crosse très accentuée	
13,00		»	Anthère en déhiscence	
13,45		Anthère tombée	Anthère bleue	Filet courbé à angle droit
14,30			Anthère tombée	Anthère bleue
15,15				»
16,00				Anthère tombée

Les figures 21 à 26 illustrent la modalité suivant laquelle s'épanouit l'androcée chez *Knautia silvatica.*

Fig. 21 à 26. — *KNAUTIA SILVATICA. — Figures illustrant les principaux stades que parcourt une fleur au cours de son anthèse. — Gross.* 3 *environ.*

De ce qui précède, on peut déduire que l'épanouissement des étamines d'une fleur de *Knautia silvatica,* quelle que soit la région du capitule à laquelle elle appartient, se fait toujours suivant la même modalité : l'épanouissement des anthères est *successif,* et c'est toujours la paire postérieure qui s'épanouit avant la paire antérieure. Des deux étamines postérieures, c'est tantôt la gauche, tantôt la droite qui est favorisée. Ainsi, si la première épanouie est la postérieure droite, la prochaine sera la postérieure gauche; la troisième sera (nous n'avons pas rencontré d'exception à cette règle), non pas l'antérieure gauche, mais l'antérieure droite : l'antérieure gauche ne s'épanouissant qu'en dernier lieu. L'épanouissement, que la première étamine soit la postérieure gauche ou la postérieure droite, se fait donc toujours en zigzag suivant les deux schémas :

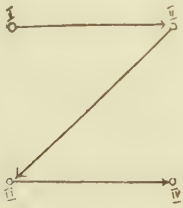


Fig. 27

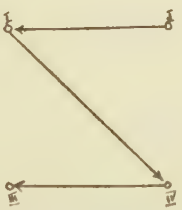


Fig. 28

Fig. 27 et 28. — *KNAUTIA SILVATICA.* — Schéma rendant compte des deux *ordres de déploiement observés pour les* 4 *étamines d'une même fleur.*

Ces tableaux nous montrent aussi que le déploiement des étamines des diverses fleurs d'un même capitule peut se faire aux di-

verses heures de la journée, contrairement à ce qui se passe chez les espèces de *Dipsacus* étudiées plus haut. On peut donc trouver, à n'importe quel moment de la journée, des étamines en train de s'épanouir.

Il y a lieu de se demander ce qui arriverait, si l'obscurité surprenait un androcée en voie d'épanouissement. — Nous avons pu observer le fait suivant : à 18 h. 10, une fleur périphérique de *Knautia silvatica* avait ses deux étamines postérieures dressées et en déhiscence; les deux antérieures étaient encore incluses. Pendant toute la soirée, l'état de l'androcée ne change pas. Le lendemain à 8 h. 15, les deux antérieures sont encore incluses; elles ne se lèvent que vers 10 h. Donc, à la fin de la journée et pendant la nuit, l'épanouissement est suspendu.

Citons encore un autre exemple : il s'agit d'une fleur hermaphrodite de la zone médiane d'un capitule de *Knautia silvatica*. A 14 h. 45, l'étamine postérieure droite est encore repliée à l'intérieur de la corolle ; mais la crosse du filet est sur le point de se soulever. A 15 h., le filet est en dehors de la corolle, les deux branches du filet sont à angle droit ; la déhiscence a lieu entre 15 h. 03 et 15 h. 04. A 15 h. 45, le filet est dressé, et l'anthère est bleue, vidée. A 18 h., l'étamine postérieure gauche est dressée, le filet est encore légèrement incurvé, l'anthère non encore en déhiscence. A 18 h. 30, les deux sacs sont ouverts. A 20 h., l'étamine postérieure droite est flétrie, alors que l'anthère postérieure gauche est bleue. Le lendemain à 7 h. 15, l'étamine antérieure droite est dressée et vient d'entrer en déhiscence. Les filets des deux étamines postérieures sont flétries. A 10 h., l'étamine antérieure gauche est dressée et en déhiscence. Il y a donc arrêt du mouvement staminal au cours de la nuit.

Puisque l'épanouissement des étamines se fait *successivement* et non simultanément, comme chez d'autres espèces de Dipsacacées, il en résulte que le stade mâle d'une fleur de *Knautia silvatica* s'étale sur un temps beaucoup plus long. Nous venons de voir, en effet, que l'épanouissement des quatre étamines d'une fleur demande huit à neuf heures en moyenne. Le phénomène de l'épanouissement successif est en faveur d'une dissémination plus ample du pollen fourni par une fleur.

Cependant, si l'épanouissement dure huit à neuf heures, cela ne veut pas dire que la fleur passe par un état mâle *effectif* durant ce temps. Nous savons qu'une fleur ne fonctionne comme élément mâle qu'autant qu'elle est en état d'offrir son pollen aux visiteurs. Or, une anthère en déhiscence est très rapidement vidée par les insectes, qui sont très assidus par beau temps. Il en résulte que l'état mâle est *discontinu*. Nous appelons globalement stade mâle

d'une fleur le temps compris entre le moment où les filets commencent à se détendre, et le moment où les anthères deviennent bleues. Des études précédentes, nous tirons que ce temps est en moyenne de 45 minutes; il se subdivise en deux moments : 1) celui qui, débutant à la déhiscence de l'anthère, va jusqu'au moment où tout le pollen est enlevé par les insectes : c'est le *stade mâle effectif* dont la durée, en général très courte, dépend de l'intensité des visiteurs, c'est-à-dire des conditions atmosphériques; 2) celui qui précède le stade mâle effectif et qui est un *stade mâle en puissance* de durée beaucoup plus longue. Schématiquement, le processus de l'épanouissement successif des étamines d'une fleur de *Knautia silvatica* peut se présenter de la façon suivante :

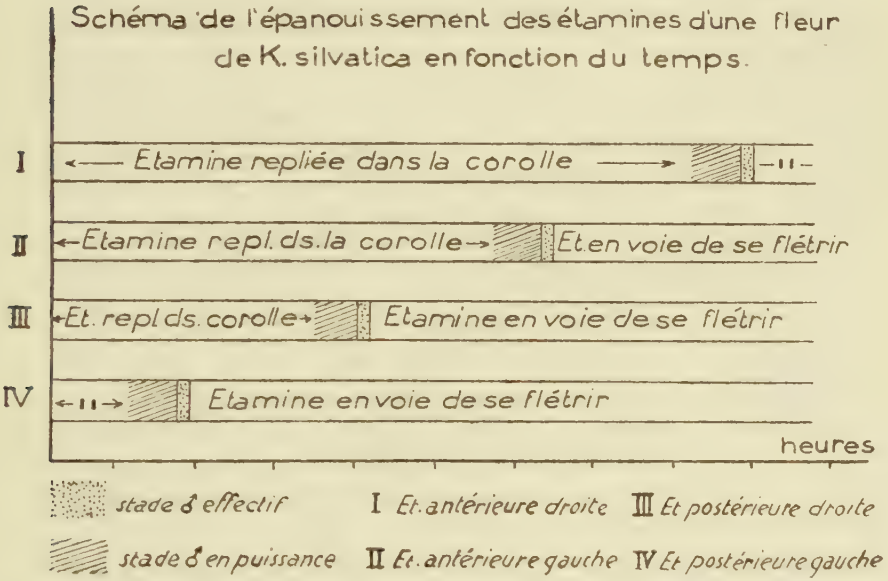


Fig. 29

Histoire biologique de capitules de Knautia silvatica

Etude de capitules hermaphrodites. — Après avoir étudié trois catégories de fleurs prises isolément sur un ou plusieurs capitules, sans tenir compte de l'agencement de l'ensemble des fleurs les unes par rapport aux autres, nous allons étudier les rapports chronologiques existants entre les états sexuels des fleurs occupant les diverses régions d'un capitule hermaphrodite de *Knautia silvatica.*

Les capitules de *Knautia silvatica* peuvent s'épanouir suivant trois modalités différentes :

1) la zone moyenne s'ouvre en premier lieu (cas le plus fréquent) ;
2) la zone périphérique donne le signal de l'épanouissement ;
3) les zones moyenne et périphérique se déploient simultanément.

A partir de ces deux régions privilégiées (zone moyenne et zone périphérique), des ondes d'épanouissement partent en direction centripète.

Dans l'étude ci-dessous, nous allons examiner les divers états sexuels réalisés à la surface du capitule par le passage de ces ondes d'épanouissement.

23 juin à

8 h 30 — La zone moyenne commence à déployer ses étamines.

9 h 15 — La zone moyenne continue à détendre ses étamines, en même temps que la zone périphérique voit les siennes se lever.

24 juin à

8 h — Les deux zones précédentes sont seules à être épanouies ou à compléter leur épanouissement.

10 h — L'onde d'épanouissement part de la zone moyenne en direction centripète.

18 h — Cette même onde continue à progresser, levant les étamines à son passage.

25 juin à

8 h 15 — L'onde partie de la zone moyenne continue à progresser de façon telle que, dans la région centrale il n'existe plus que 4 à 5 fleurs à étamines incluses. A ce moment, la zone sub-périphérique lève ses étamines.

15 h 30 — Il ne reste plus que deux fleurs centrales à étamines incluses.

17 h — Les étamines de la zone sub-périphérique sont toutes détendues, ainsi que celles de la zone centrale.

26 juin à

9 h — Les filets de toutes les étamines sont flétris. Les anthères sont tombées. A ce moment, pas un seul style ne porte un stigmate qui soit réceptif, bien que la longueur des styles soit de 17 mm pour les fleurs de la zone périphérique et de 14 mm pour celles de la zone centrale.

11 h 45 — Les stigmates commencent à être pollinisés.

15 h — Les stigmates continuent à se couvrir de pollen.

27 juin à

8 h 30 — Les fleurs tombent.

Grâce au parcours de ces deux ondes qui lèvent les étamines à leur passage, le capitule passe par des stades mâles successifs. Au moment où les zones qui seront atteintes en dernier lieu par les vagues d'épanouissement, contiennent encore quelques étamines incluses (zone sub-périphérique et zone centrale), le reste du capitule montre à sa surface des filets flétris, des anthères bleues ou des anthères en déhiscence. Bien que les capitules reçoivent à ce moment de nombreuses visites d'insectes, les stigmates ne retiennent pas de grains de pollen : ils ne sont pas encore réceptifs. A ce moment, les styles sont voisins de leur longueur définitive (17 mm pour les fleurs périphériques, 13 mm pour les fleurs moyennes, et 12 mm pour les fleurs centrales). Cependant, beaucoup de lobes stigmatiques ne sont pas encore déployés. — A un stade plus avancé encore, même quand il n'y a plus qu'une seule fleur centrale à épanouir, les stigmates de l'ensemble des autres fleurs du capitule ne sont pas encore nubiles.

En réalité, les stigmates d'un capitule ne deviennent réceptifs qu'à partir du moment où le pollen engendré par la fleur épanouie la dernière a été enlevé par les insectes. Par conséquent, le pollen produit par les fleurs d'un capitule n'est pas destiné à féconder les ovules de ce même capitule : il ira ailleurs, sur d'autres stigmates. L'autogamie et même la gitonogamie intra-capitulaire sont par ce fait même exclues.

Le temps compris entre le moment où les derniers grains de pollen sont enlevés par les insectes, et le moment où les stigmates deviennent réceptifs, est variable suivant que l'obscurité vient arrêter provisoirement la marche des phénomènes. Ainsi, plus haut, nous avons relaté qu'à 17 h. le dernier grain a été enlevé; or, ce n'est que le lendemain, entre 11 h. et midi, que les stigmates deviennent réceptifs. Ils le deviennent *simultanément* et non successi-

vement, comme c'est le cas pour l'ordre de maturité de l'androcée des diverses fleurs. Cette même observation concernant le temps qui sépare le stade mâle du stade femelle, a été répétée sur d'autres capitules avec un résultat semblable.

Un capitule hermaphrodite épanoui de *Knautia silvatica* passe donc, d'une part, par un stade exclusivement mâle qui dure en moyenne trois jours, et, d'autre part, par un stade exclusivement femelle de durée beaucoup plus réduite: 18 à 20 heures, la nuit comprise. Ce phénomène de la séparation des sexes dans le temps a été vérifié sur un grand nombre de capitules, appartenant non seulement à des pieds hermaphrodites, mais encore à des pieds gynomonoïques.

Etude de Capitules gynomonoiques [1]). — Pour connaître la marche des phénomènes sur les capitules gynomonoïques, portant un mélange de fleurs hermaphrodites et de fleurs femelles, nous avons soumis à notre examen les capitules d'un pied reconnu gynomonoïque dès le mois de juin 1935. Au moment où les anthères des fleurs hermaphrodites sont tombées et que les filets sont flétris (sauf dans la région centrale où des étamines sont encore en train de se déployer), ni les stigmates des fleurs femelles, ni ceux des fleurs hermaphrodites ne sont réceptifs : on ne remarque pas de grains de pollen à leur surface.

La question des pieds gynomonoïques ou, plus exactement, celle des capitules à fleurs hermaphrodites et à fleurs femelles, nous incite à nous demander comment les phénomènes vont se passer chez les capitules unisexués femelles.

Etude de capitules unisexués femelles. — A propos de cette catégorie de capitules, deux questions se posent : 1) les différentes zones d'un capitule femelle s'épanouissent-elles dans le même ordre que chez les capitules hermaphrodites; 2) quelle est la durée de l'anthèse ?

En ce qui concerne le mode d'épanouissement des fleurs d'un capitule femelle de *Knautia silvatica*, nous avons pu constater que l'onde part de la zone moyenne pour progresser, à partir de là, à la fois dans le sens centripète et dans le sens centrifuge. Ainsi :

le *23 juin* à

8 h 15 — toutes les fleurs d'un capitule sont encore fermées, mais à un stade très proche de l'épanouissement.

1) La gynomonoecie est un état sexuel caractérisé par la présence sur un même individu, et parfois sur une même inflorescence (cas des Dipsacacées gynomonoïques), de fleurs hermaphrodites et de fleurs femelles.

13 h 45 — Les fleurs sont entr'ouvertes.

19 h 15 — Toutes les fleurs, sauf celles de la périphérie, sont largement ouvertes.

24 juin à

8 h — Toutes les fleurs, même celles de la périphérie, sont grandement ouvertes. Les styles de la zone moyenne, c'est-à-dire de la zone la première épanouie, sont les plus longs (10 mm), ceux de la région centrale mesurent 6 à 7 mm, et ceux de la région périphérique, 9 à 10 mm. Aucun des stigmates n'est réceptif. A ce moment, le capitule est donc caractérisé par les styles en voie de croissance.

25 juin à

8 h — Les styles mesurent : 13 mm dans la zone périphérique, 12 mm dans la zone moyenne et 11 mm dans la zone centrale. Les bords stigmatiques commencent à prendre un aspect gras, mais ils ne sont pas encore pollinisés.

11 h — Les stigmates, nubiles, commencent à se polliniser faiblement.

15 h 30 — Les stigmates sont abondamment pollinisés. A ce moment, les styles mesurent 14 à 15 mm pour les fleurs de la zone périphérique, 12 mm pour les fleurs moyennes et 12 mm pour celles de la zone centrale. Ces dimensions coïncident avec les dimensions définitives.

26 juin à

9 h — Les fleurs tombent.

Donc, à partir du moment de l'épanouissement des fleurs jusqu'au moment de leur chute, il s'écoule trois jours. Pendant les deux premiers, les fleurs s'ouvrent et les styles s'accroissent. Au cours de la troisième journée, les styles atteignent leurs dimensions définitives et deviennent réceptifs. Le début de la quatrième journée est caractérisé par la chute des corolles.

La question du mode d'épanouissement mise à part, un capitule femelle se distingue donc d'un capitule hermaphrodite par le nombre des jours que nécessite l'anthèse : quatre pour les capitules hermaphrodites, trois pour les capitules femelles.

Le tableau ci-contre résume les caractères différentiels des deux sortes de capitules, en ce qui concerne l'anthèse.

Jours	*Capitules hermaphrodites*	*Capitules femelles*
1er jour	Les zones périphérique et moyenne épanouissent leurs étamines	Toutes les fleurs, sauf celles de la périphérie, s'épanouissent
2^{e} jour	Progression centripète de l'onde partie de la zone moyenne	Les fleurs périphériques sont épanouies. — Croissance des styles
3^{e} jour	L'onde centripète partie de la zone périphérique épanouit les étamines de la zone sub-périphérique. — Zone centrale épanouie. — Départ des derniers grains de pollen	Les stigmates deviennent réceptifs
4^{e} jour	Les stigmates deviennent réceptifs	Chute des fleurs
5^{e} jour	Chute des fleurs	

L'épanouissement des premières fleurs étant pris comme terme commun de départ, les fleurs des capitules femelles mûrissent leurs stigmates 24 heures avant les fleurs des capitules hermaphrodites.

En résumé, ce qui caractérise l'histoire biologique d'un capitule de *Knautia silvatica,* c'est la séparation des sexes dans le temps. GÜNTHART (18, pp. 214-218), en étudiant *Knautia silvatica* DUBY, au cours de ses recherches sur la biologie florale des Dipsacacées, arrive à des conclusions très différentes des nôtres. — En ce qui concerne le mode d'épanouissement, l'auteur constate (p. 215), que l'onde débute par la zone périphérique et passe ensuite à la zone moyennne. A partir de cette dernière, l'onde gagne des zones plus externes, sans qu'une onde centripète vienne à sa rencontre. — Dans le même capitule, GÜNTHART signale des fleurs fortement protogynes, des fleurs faiblement protandres et des fleurs complètement homogames, distribuées en zones. — Il signale, en plus, une grande variabilité dans la zone périphérique: dans certains

capitules ces fleurs sont faiblement protandres; dans d'autres, elles sont homogames, rarement faiblement protogynes.

Il est vrai que, quand les fleurs périphériques ont leurs pétales écartés et leurs étamines encore incluses, le stigmate peut déjà se trouver au-dessus du niveau des anthères, et, au moment où l'androcée est en train de se déployer, le style peut déjà atteindre une longueur de 10 à 11 mm. Si, à ce moment, ces styles possédaient un stigmate réceptif, nous ne pourrions que confirmer l'assertion de GÜNTHART. Or, jamais nous n'avons rencontré de stigmate nubile à ce stade de l'anthèse. — Un phénomène semblable a lieu pour les fleurs des zones moyennes et centrales. Il arrive que, même avant le déploiement des étamines d'une fleur de ces régions, le style dépasse le niveau des anthères et arrive à la hauteur du pétale antérieur le plus long. Pour la même raison, nous nous refusons à admettre la protogynie, étant donné que ces styles sont encore loin de leur longueur définitive, et que leurs stigmates ne sont pas encore propres à recevoir le pollen. La question de l'existence de fleurs homogames doit être comprise de la même façon. — En effet, dans toutes les fleurs examinées par nous, et elles sont nombreuses, nous avons régulièrement observé la séparation des sexes dans le temps.

Pour finir nous donnons la liste des insectes visiteurs observés chez cette espèce par LOEW (cité d'aprè KNUTH; **34**) :

DIPTÈRES. — *Conopidés : Occemyia atra* F.; *Sicus ferrugineus* L. *Syrphidés : Cheilosia personata* LW.; *Rhingia rostrata* MG. — HYMÉNOPTÈRES. — *Apidés : Anthrena hattorfiana* F.; *Ceratina cyanea* K.; *Halictus zonulus* SM.; *Physocephala rufipes* F.; *Psithyrus barbutellus* K.

RÉSUMÉ

Nos acquisitions ayant trait à la *Morphologie* et à la *Biologie Florale* de *Knautia silvatica* peuvent se résumer ainsi:

MORPHOLOGIE FLORALE. — Le nombre des fleurs que comprend un capitule dépend de la position de ce dernier sur l'individu, ainsi que du moment de l'époque de floraison.

Les fleurs de la périphérie sont fortement zygomorphes: l'indice de zygomorphisme étant de 5 à 6 mm. Celles qui se trouvent en deçà de la zone sub-périphérique possèdent toutes le même indice (1 à 2 mm); la zone sub-périphérique constituant une véritable zone de transition.

L'androcée est formé par quatre pièces de taille égale. — Le filet reployé en crosse dans le bouton floral élève, une fois déployé, les anthères ouvertes à 4 ou 5 mm au-dessus du niveau de la corolle.

Le style à stigmate nubile mesure 15 à 16 mm de long pour les fleurs périphériques, 13 mm pour celles se trouvant en-deçà de la zone sub-périphérique. Le stigmate nubile, qui se présente sous la forme d'un organe le plus souvent lobé, se trouve amené à 4 ou 5 mm au-dessus du niveau de la corolle. Les grains de pollen se fixent sur une zone marginale. — Pollen et stigmates sont donc d'un accès facile aux agents de la pollinisation croisée.

Biologie florale. — Dans le cas de *Knautia silvatica*, l'épanouissement des fleurs, pas plus que le mouvement staminal, ne semblent liés à un moment donné de la journée. — Les étamines se dressent *successivement* suivant une modalité dite « *type Knautia* » :

a) étamine postérieure gauche ——> étamine postérieure droite ——> étamine antérieure gauche ——> étamine antérieure droite, ou bien :

b) étamine postérieure droite ——> étamine postérieure gauche ——> étamine antérieure droite ——> étamine antérieure gauche.

Quarante-cinq minutes sont nécessaires, en moyenne, à une étamine pour effectuer l'ensemble des mouvements; huit ou neuf heures pour l'ensemble des quatre étamines d'une fleur. La nuit enraye le mouvement staminal. Le stigmate d'une fleur ne devient nubile qu'un temps plus ou moins long après le départ du pollen de son androcée: temps qui est fonction de la position de la fleur à la surface du capitule.

L'épanouissement des fleurs d'un capitule hermaphrodite de *Knautia silvatica* exige trois jours en moyenne. Ces fleurs s'épanouissent grâce à l'action de deux ondes à marche centripète parties l'une de la zone moyenne, l'autre de la zone périphérique. — Les stigmates des fleurs d'un même capitule deviennent réceptifs simultanément au cours du quatrième jour, c'est-à-dire à un moment où les derniers grains de pollen engendrés par ce même capitule ont été enlevés par les insectes. — Le cinquième jour, les fleurs tombent.

L'anthèse des capitules unisexués femelles de *Knautia silvatica* est plus rapide: les deux premiers jours sont consacrés à l'épanouissement des fleurs. — Le troisième jour, les stigmates réceptifs se chargent de grains de pollen; la chute des corolles survient au cours de la matinée du quatrième jour.

Au niveau de capitules gynomonoïques, les fleurs unisexuées deviennent aptes à recevoir l'agent fertilisant en même temps que les stigmates des fleurs bisexuées.

SOUS-CHAPITRE II

KNAUTIA ARVENSIS

La biologie florale de la Scabieuse des champs a fait un objet d'étude pour plusieurs auteurs, parmi lesquels nous citons Muller (**39**, p. 368), Kirchner (**19**), Szabo (**47**, **48**), Lœw (**35**), Schulz (1888 et 1890, **45**), et Günthart (**18**). C'est surtout ce dernier auteur qui a examiné d'une façon très approfondie les lois réglant l'épanouissement des capitules de cette plante.

Au point de vue de la morphologie des pièces florales, cette espèce est très voisine de *Knautia silvatica* que nous venons d'étudier en détail. — Les plantes que nous avions l'occasion d'observer se trouvaient, soit au Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg, soit dans différentes régions de l'est de la France.

Ce qui fixe aussitôt l'attention de l'observateur qui entreprend l'étude de la biologie florale de cette espèce, c'est la grande durée de son époque de floraison. En effet, cette espèce commence à fleurir dès les premiers jours du mois de mai et elle poursuit sa floraison d'une façon *discontinue* jusqu'à la fin du mois d'octobre. Même au début du mois de novembre, nous avons encore rencontré des capitules épanouis pourvus de fleurs toutes constituées normalement. Cette époque démesurément longue, ainsi que l'interruption de la floraison à la fin du mois de juin, ne se retrouvent pour aucune autre Dipsacacée indigène. L'allure si singulière de la floraison de cette espèce, nous a incité à faire des recherches plus approfondies en vue d'élucider le phénomène. Cette étude a été faite ailleurs (**28**, pp. 204 à 218). Nous n'en donnons ici qu'un résumé succint:

Dimorphisme Saisonnier

Parmi tout cet ensemble d'individus qui épanouissent leurs capitules du mois de mai au mois d'octobre, et qui, par le grand polymorphisme de leur appareil végétatif posent tant de problèmes ardus aux systématiciens, nous avons été amené à distinguer deux formes très nettement distinctes au point de vue biologique:

1° une forme à floraison et fructification précoce,

2° une forme à floraison et fructification tardive.

Passons rapidement en revue les particularités essentielles à chacune de ces deux catégories:

1° — Knautia arvensis à floraison et fructification précoces

Les représentants de cette première catégorie épanouissent leurs capitules, suivant l'état des conditions atmosphériques, au début ou vers le milieu du mois de mai. Vers la fin du mois de juin, ces plantes ont terminé leur cycle sexuel. Leurs capitules sont en fructification et leurs parties aériennes ne tardent pas à dépérir. Il s'agit donc bien là d'une floraison et d'une fructification précoce ou printanière. — Ce qui retient davantage l'attention c'est que ces individus se trouvent, le plus souvent, dans les prairies, c'est-à-dire dans des formations créées et entretenues par les soins de l'homme. Elles semblent s'être adaptées à la périodicité de la coupe que subissent les prés vers la mi-juin. En effet, elles se hâtent de fleurir et de fructifier avant la coupe du foin: phénomène indispensable à leur conservation.

Cependant, cette catégorie de pieds peut se rencontrer également en dehors des prairies: le plus souvent le long de chemins qui servent à évacuer le foin. Chose singulière, ces pieds qui vivent en dehors des prairies et qui échappent à la faux de l'homme, se comportent exactement comme leurs congénères: floraison et fructification printanières, suivie du dépérissement de la partie aérienne de leur appareil végétatif.

Comment ces pieds de *Knautia arvensis* se comportent-ils durant le reste de l'année? — L'observation nous a permis de distinguer deux cas:

a) Après la disparition de la partie aérienne de l'appareil végétatif, soit par désorganisation spontanée (pieds vivant en dehors des prés), soit par la coupe (pieds des prés), cette catégorie arrive à produire, durant le reste de la saison, une petite rosette de feuilles, sans cependant donner naissance à des fleurs.

b) D'autres, au contraire, sont susceptibles de fleurir une deuxième fois au cours de la même année. Il est toutefois à remarquer que cette seconde floraison est moins luxuriante que celle du mois de mai.

2° — Knautia arvensis à floraison et fructification tardives

Le caractère essentiel de ce groupe de plantes est que leurs capitules ne s'épanouissent que vers le début du mois de juillet, c'est-à-dire deux mois environ après ceux des Scabieuses des prairies. —

Leur floraison s'étend jusqu'en fin de saison. Il s'agit donc bien là d'une forme à floraison et fructification tardives (estivales). — De plus, faisons ressortir que les représentants de cette forme ne semblent nullement émaner des prairies. S'il est vrai qu'ils existent dans ces formations, il n'en est pas moins vrai qu'on les rencontre dès le mois de juillet abondamment fleuries le long des chemins, des sentiers, dans les endroits incultes...

La présence de cette forme dans les prairies est particulièrement instructive: au mois de mai, quand la scabieuse à floraison et fructification printanières épanouit ses capitules, la forme estivale n'est encore représentée que par une rosette de feuilles sans indice de pédoncule floral.

A la différence du moment de floraison s'ajoute donc une différence quant à leurs *exigences écologiques:* la forme printanière est liée à cette formation artificielle que sont les prés. Ce n'est qu'*accidentellement* qu'elle en sort. — La forme estivale par contre, est chez soi dans des formations bien diverses, telles les prairies, bords des chemins, terrains incultes plus ou moins rocailleux...

Le fait que des représentants des deux groupes peuvent coexister dans les prairies prouve, une fois de plus, qu'il s'agit là de deux formes bien distinctes au point de vue biologique et que la différence dans le moment de leur floraison ne peut pas être ramenée à une différence dans la constitution du sol. — En effet, il n'est plus permis de penser que les pieds des prairies fleurissent plus tôt parce qu'ils ont à leur disposition un sol profond et fertile qui fait défaut à ceux qui vivent sur des terrains plus pauvres et plus arides (bords des chemins).

L'expérience est, à son tour, intervenue pour établir l'individualité de ces deux catégories de *Knautia.* — Nous avons prélevé des akènes sur des pieds à floraison et fructification printanières, ainsi que sur des pieds à floraison et fructification estivales. Les jeunes pousses issues de ces fruits ont été plantées dans une plate-bande du Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg. — Le phénomène auquel nous nous attendions a été pleinement vérifié: les descendants se comportaient, quant à leur époque de floraison, comme les parents dont ils étaient issus: les uns épanouissaient leurs capitules dès le mois de mai, les autres à partir du mois de juillet seulement. — Il s'agit donc bien de deux formes biologiques nettement distinctes, la différence étant inscrite dans leur patrimoine héréditaire.

Aux différences signalées, il convient d'ajouter des différences d'ordre purement *morphologique:* Les figures ci-dessous nous apprennent, en effet, que la forme printanière (à gauche) est plus robuste que la forme estivale (à droite).

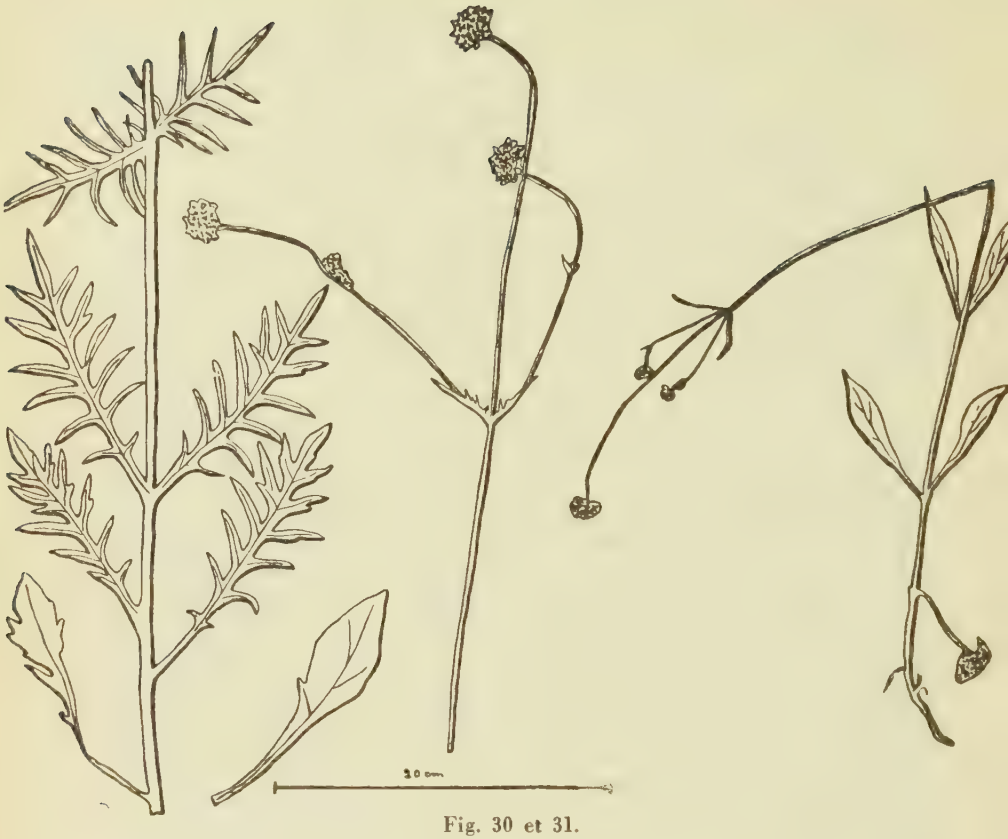


Fig. 30 et 31.

Interprétation. — Nous avons déjà fait connaître ailleurs (28, p. 215) notre avis quant à la signification de ces deux formes. — Voici, en peu de mots, comment nous concevons la signification biologique de ce phénomène : La forme des prairies, qui semble avoir hâte d'accomplir son cycle sexuel, de fructifier avant la coupe du foin, doit être considérée comme une véritable *forme culturale*. Elle s'est adaptée à la vie dans les prés. Elle serait donc de formation récente, contemporaine de l'aménagement des surfaces incultes en prairies. — Cette forme qui a réglé son genre de vie sur la coupe périodique des prés serait issue, à notre avis, de la forme estivale que nous venons de signaler. Cette dernière n'a guère dû changer au cours des temps, et la plante que nous observons aujourd'hui doit être peu différente de ce qu'elle était au moment où l'on procéda à l'établissement des premières prairies.

Pour expliquer une telle évolution, il est difficile de dire s'il faut se ranger du côté de Darwin et dire que, parmi les plantes sauvages, celles étaient favorisées qui avaient la particularité de fleurir et de fructifier plus tôt: particularité qui, par le jeu de la

sélection naturelle, se serait inscrite dans le patrimoine héréditaire. Peut-être faut-il penser qu'il s'agit là d'une mutation. Pour le moment, la question reste encore ouverte.

***

A ce phénomène qui veut qu'une plante existe sous deux formes distinctes fleurissant à des époques différentes de l'année, on a donné le nom de *Dimorphisme Saisonnier* : expression due à WALLACE (**53**, pp. 146-147) qui l'a appliquée à des phénomènes particuliers observés dans le monde animal.

Si ce dimorphisme saisonnier n'a jamais été signalé, au moins à notre connaissance, ni dans le cas de la Scabieuse des champs, ni pour aucune autre Dipsacacée, il est cependant connu ailleurs dans le monde végétal. R. v. WETTSTEIN (**54**, p. 353), étudiant les genres *Gentiana, Euphrasia, Alectorolophus, Odontites* et *Chlora*, distingue une espèce primordiale qui s'est scindée en deux espèces plus récentes dont une fleurit tôt et l'autre plus tard dans l'année. Ainsi, l'espèce primordiale *Gentiana Austriaca s. l.* aurait donné naissance à deux espèces : *Gentiana praeflorens* WETT. à floraison printanière et *Gentiana Austriaca* A. et J. KERN à floraison tardive. Poursuivant ces études, le même auteur a pu étendre cette particularité aux cinq genres suivants: *Orthanta, Melampyrum, Ononis, Galium* et *Campanula* (**55**).

Nous voyons par là que les observations, ainsi que les vues de v. WETTSTEIN ne sont pas exactement superposables aux nôtres. Pour ce dernier auteur une espèce de Gentiane, pour fixer les idées, donnerait naissance à deux nouvelles espèces, dont l'une fleurit tôt et l'autre tard dans l'année. — Dans le cas de *Knautia arvensis*, par contre, l'espèce primitive (à floraison et fructification estivales) subsisterait, inchangée, à côté de la forme qui s'en est détachée sous l'influence de la culture. — Pour le moment, nous ne savons pas encore s'il y a lieu d'ériger cette nouvelle forme en espèce autonome.

Avant v. WETTSTEIN, KERNER en 1874 (**31**) attire déjà l'attention sur ces individus d'une espèce ayant la faculté de fleurir à différentes époques de l'année. Ce phénomène, KERNER l'appelle *asyngamie*, par opposition à la *syngamie* qui, elle, caractérise les individus d'une espèce n'ayant qu'une seule époque de floraison. L'auteur prévoit la grande importance que ce phénomène peut avoir dans la formation de nouvelles espèces. A ce propos, il dit (p. 10) que si, à la limite de l'aire de dispersion, un individu asyngame est porteur d'un caractère avantageux pour la plante, cet individu peut et doit devenir le point de départ d'une nouvelle espèce. Des espèces semblables se sont formées de cette façon, l'une

habitant la haute montagne, l'autre la vallée, ou l'une le nord et l'autre le midi. — En ce qui concerne les rapports entre asyngamie et dimorphisme saisonnier, KERNER dit que l'asyngamie ne conduit au dimorphisme saisonnier, que si les individus asyngames sont porteurs de différences morphologiques et si, par suite d'une circonstance sélective, ces différences sont fixées dans le patrimoine héréditaire.

MORPHOLOGIE FLORALE

Les *capitules* de cette espèce, comme ceux de *Knautia silvatica*, peuvent présenter deux sortes de couleurs: ils sont, soit d'un violet-bleu clair, soit d'un rose-bleu clair. GÜNTHART (18, p. 209) rapporte que les capitules hermaphrodites sont d'abord d'un violet-rouge et plus tard, passant par le stade femelle, d'un violet-bleu. Les capitules femelles, par contre, possèdent le plus souvent dès le début ce ton bleuâtre. Nous confirmons l'observation de GÜNTHART en ce qui concerne les capitules hermaphrodites.

Cette espèce étant gynodimorphe, nous aurons à distinguer entre capitules de pieds hermaphrodites, de pieds unisexués femelles, et capitules de pieds gynomonoïques portant un mélange des deux sortes de fleurs.

Au point de vue de la dimension, les auteurs rapportent que les *capitules hermaphrodites* sont de dimensions plus grandes que les capitules femelles. Ainsi, SZABO (47, p. 396) trouve un diamètre de 2,5 à 3 cm pour les capitules hermaphrodites et 1,5 à 2 cm pour les capitules femelles. Au cours de nos recherches, nous avons constaté que les dimensions des capitules varient avec l'époque de leur apparition et leur position sur l'individu. Le sexe, à son tour, joue un rôle.

Les capitules hermaphrodites de *Knautia arvensis* paraissant au mois de mai sur des pédoncules principaux, ont un diamètre oscillant autour de 4 cm. Nous en avons même trouvé qui mesuraient 5 cm. Ceux qui apparaissent plus tard sur des pédoncules latéraux, ont un diamètre compris entre 2,5 et 3 cm : valeur conforme à celle donnée par SZABO.

Pour les *capitules femelles*, un phénomène semblable se remarque : ceux qui s'épanouissent les premiers ont un diamètre moyen voisin de 3,5 cm, ceux apparus plus tard ne mesurent souvent que 1,5 à 2,5 cm. Ce qui distingue ces deux sortes de capitules les uns des autres, c'est que les unisexués femelles sont en

général moins rayonnants que les hermaphrodites. Souvent nous avons rencontré des capitules femelles de diamètre réduit qui n'étaient pas rayonnants, par suite de l'absence ou de l'avortement des fleurs périphériques. — Les capitules hermaphrodites de dimension moyenne (4 cm) renferment environ 100 à 110 fleurs, mais le plus souvent entre 70 et 85, dont 18 à 20 fleurs périphériques. Les capitules venant plus tard (2 à 2,5 cm de diamètre) ne renferment que 35 à 40 fleurs, dont 10 à 12 fleurs périphériques. Les capitules femelles et les capitules gynomonoïques subissent des variations semblables. Ainsi, nous avons rencontré sur un pied unisexué femelle, au début de l'époque de floraison, des capitules d'un diamètre de 4 cm renfermant 70, 80 et jusqu'à 100 fleurs, alors que, plus tard, ce même pied ne portait plus latéralement que des capitules à 1,5 à 2 cm de diamètre comptant chacun un nombre de fleurs oscillant entre 20 et 30.

De même, nous avons observé des *capitules de pieds gynomonoïques* contenant un mélange variable des deux catégories de fleurs: ces capitules, eux aussi, peuvent être de taille variable: 4 ou même 4,5 cm de diamètre pour les plus grands, et 2 à 2,5 cm pour les plus petits. Le nombre des fleurs par capitule variant dans les mêmes proportions que pour les précédents.

Günthart (18, p. 209) signale que les capitules femelles possèdent 14 fleurs périphériques sur un ensemble de 45 à 56 fleurs, alors que les capitules hermaphrodites montrent 18 fleurs périphériques sur un total de 85 à 90 fleurs.

Les auteurs ne semblent donc pas avoir tenu compte des capitules paraissant plus tard sur les pieds.

Nous ne nous arrêterons pas plus longuement à l'étude du réceptacle, ni à celle des bractées de l'involucre étant donné que ces éléments se présentent comme chez *Knautia silvatica* que nous avons soumis à un examen approfondi. Signalons rapidement que le réceptacle de *Knautia arvensis*, comme celui de *Knautia silvatica*, est dépourvu de bractées-mères des fleurs. A leur place, on trouve des poils raides. L'involucre du capitule est formé de trois rangs de bractées indépendantes les unes des autres. Ces bractées présentent les mêmes particularités anatomiques que celles de la Scabieuse des forêts: présence de trois sortes de poils, deux catégories de poils tecteurs et des poils sécréteurs (jusqu'à 2 mm de long).

Les Fleurs. — L'aspect rayonnant des capitules est dû au zygomorphisme des fleurs périphériques. Les données numériques ci-contre prouvent cette assertion dans le cas des capitules hermaphrodites et femelles.

	Longueur des fleurs en mm.		*Degré de zygomorphisme des fleurs en mm.*	
Fleurs	*herm.*	*fem.*	*herm.*	*fem.*
périphériques	16 à 18	11 à 12	5 à 7	3 à 4
sub-périphériques .	13 à 15	8 à 9	4 à 6	2
moyennes	9 à 10	6 à 7	1,5 à 2	1,5 à 2
centrales	9 à 10	6 à 7	1,5 à 2	1,5 à 2

De cet exposé numérique, il ressort que la région périphérique d'un capitule de *Knautia arvensis*, qu'il soit hermaphrodite ou femelle, possède des fleurs différentes de celles qui occupent les régions plus internes. Les fleurs périphériques fortement zygomorphes, donnent à l'ensemble du capitule un aspect rayonnant, d'autant plus manifeste que les fleurs des régions internes ont toutes le même degré de zygomorphisme: zygomorphisme d'ailleurs relativement faible. — La région sub-périphérique forme une zone de transition entre la région périphérique et les régions internes.

La comparaison entre capitules hermaphrodites et capitules femelles, tels qu'on les rencontre dans la nature, démontre que les capitules femelles sont de dimensions plus réduites. Les fleurs périphériques de ces mêmes capitules femelles sont moins rayonnantes, tandis que pour les fleurs des régions internes, le degré de zygomorphisme est le même que pour les fleurs occupant des régions homologues sur des capitules hermaphrodites.

Les Etamines. — Avant leur épanouissement, les étamines de *Knautia arvensis* sont repliées à l'intérieur de la corolle d'une façon telle que les loges d'anthères regardent l'axe de la fleur. Les dimensions des quatre étamines d'une fleur sont les mêmes, quelle que soit la zone considérée. Partout, on trouve un filet mesurant 11 à 12 mm de long. Le filet déployé vient porter l'anthère à 4 ou 5 mm au-dessus du niveau de la corolle: phénomène déjà cité par Kirchner (29). L'anthère qui est à la fois médifixe et dorsifixe possède une longueur de 3 à 3,5 mm sur une largeur de 1 mm. Sa couleur est rose-bleue avant la déhiscence et nettement bleue après le départ du pollen. Le pigment anthocyanique dissous se trouve, comme chez *Knautia silvatica*, dans une grosse vacuole des cellules épidermiques. Au moment de la déhiscence, le côté supérieur des anthères est recouvert de pollen qui se présente sous la forme d'un amas microgranuleux de couleur rouge brique ou plus pâle suivant les individus. Dans cette espèce, comme chez *Knautia silvatica*, les anthères, sous l'action de l'eau, changent de couleur et deviennent d'un jaune brun plus ou moins sale, phénomène qu'on peut constater expérimentalement ou après un temps de pluie prolongé.

Les Styles. — Les styles de *Knautia arvensis* qui ont atteint leur longueur définitive, mesurent 13 à 15 mm pour les fleurs hermaphrodites et 11 à 12 mm dans le cas des fleurs femelles. A ce moment, ils dépassent le niveau de la corolle de 3 à 4 et jusqu'à 5 mm pour les fleurs hermaphrodites. Ils présentent une courbure à concavité centrale. Muller (39, p. 363), dessinant un style, le représente avec un stigmate bilobé; Guéguen (17, p. 302) confirmant l'affirmation de Muller, dit que l'un des deux lobes est souvent bien plus développé que l'autre, ce qui donne à l'organe un aspect trilobé. Nous avons constaté nous-même que le stigmate de *Knautia arvensis* est très polymorphe et qu'il peut revêtir des aspects très divers. Il peut, en effet, être bi- ou trilobé, et, dans ce dernier cas, ses bords peuvent être entiers ou profondément échancrés, laciniés. Quelquefois, le stigmate se présente aussi sous la forme d'une cupule fortement évasée latéralement. — Avant que le style devienne réceptif, les bords des lobes sont appliqués les uns contre les autres. Comme pour *Knautia silvatica*, la réceptivité du stigmate se caractérise morphologiquement, non seulement par le déploiement des lobes, mais encore par une modification se produisant sur les bords du stigmate qui prennent une coloration plus foncée, ainsi que cet éclat gras caractéristique. Comme dans le cas de *Knautia silvatica*, les grains de pollen se fixent sur cette partie marginale pour y germer.

Le nectar est secrété à la face supérieure de l'ovaire; le tube corollin est muni de poils protégeant ce nectar contre la pluie (Bonnier, 2, p. 137 et Kirchner, 29). Ces poils qui se trouvent à la face interne du tube corollin sont de deux sortes: des poils tecteurs unicellulaires très longs et à pointe effilée, et des poils courts articulés munis d'une tête sécrétrice.

BIOLOGIE FLORALE

Histoire biologique de fleurs de Knautia arvensis prises isolément

C'est sur des fleurs hermaphrodites de *Knautia arvensis* provenant de la zone moyenne d'un capitule que nous avons, pour la première fois, réalisé cette observation, que les deux étamines postérieures se déploient avant la paire antérieure. Nous avons aussitôt étendu cette remarque aux fleurs périphériques et aux fleurs centrales de différents autres capitules de la même espèce. Cette observation fut faite le 11 mai 1934, à un moment où nous n'avions pas encore connaissance du travail de M. Szabo (49) sur le dé-

veloppement de la fleur des Dipsacacées. Dans cette étude il est dit que les deux étamines postérieures se déploient avant les deux étamines antérieures. L'auteur n'a pas envisagé l'étude détaillée du phénomène, ni les divers moments de l'anthèse d'une fleur. Il a plutôt cherché à expliquer ce phénomène si curieux: il rapporte que cette inégalité dans le comportement des différentes pièces de l'androcée, s'observe déjà dans une période précoce du développement. Il est probable, continue-t-il, qu'il s'agit là d'un phénomène compensateur, dont la cause pourrait être la forte croissance du lobe du pétale médian-antérieur, qui est en connexion avec le retard du déploiement des étamines antérieures. D'autre part, le retard de la croissance du lobe du pétale médian-postérieur, aide au développement rapide des deux étamines postérieures.

Il est permis de se demander, ce qui en est vraiment des vues théoriques de M. Szabo. En effet, le fait que les étamines de la paire postérieure se lèvent avant celles de la paire antérieure se vérifie, comme nous venons de le voir, pour toutes les fleurs d'un capitule de *Knautia arvensis*, quelle que soit la région d'où elles proviennent. Or, le degré de zygomorphisme (p. 80) est de beaucoup moins accentué au centre qu'à la périphérie. Si donc, il y avait un rapport étroit entre le développement, donc la nutrition, des lobes des pétales et le mode d'épanouissement des étamines, on devrait voir diminuer dans la région centrale cette opposition si marquée entre le déploiement des étamines de la paire postérieure et le déploiement des étamines de la paire antérieure. Or, la nature nous montre qu'il n'en est nullement ainsi.

L'étude du mode d'épanouissement que nous entreprenons ici, a pour but de renouveler et de compléter les observations de M. Szabo. Nous nous sommes adressés à des fleurs, provenant des diverses zones de plusieurs capitules et de plusieurs pieds: zone périphérique, zone sous-moyenne, zone moyenne et zone centrale,

Observations sur l'ordre de déploiement des étamines de diverses fleurs des diverses zones de capitules de *Knautia arvensis*

1) Fleur de la zone moyenne

Temps *Heure*	*Et. postérieure gauche*	*Et. postérieure droite*	*Et. antérieure gauche*	*Et. antérieure droite*
15 mai				
10,00	Filet plus proéminent que celui des 3 autres étam.			
11,15	Filet dressé			
13,30	Anthère dépourvue de pollen			
15,15		Filet dressé; anthère en déhiscence		
18,00		Anthère bleue		
16 mai				
7,30			Etam. en train de se lever	
10,00			Anthère bleue	Anthère en déhiscence

2) Fleur de la zone périphérique

Temps *Heure*	*Et. postérieure gauche*	*Et. postérieure droite*	*Et. antérieure gauche*	*Et. antérieure droite*
3 juillet				
11,00	Anthère vidée, bleue			
12,15	Anthère bleue	Etamine en train de se lever; filet encore tr. courbé		
13,15	Etamine en voie de flétrissement	Anthère en déhiscence		
14,30		Anthère bleue	Filet en crosse proéminente	
18,00		Etam. en voie de flétrissement	Anthère vidée, bleue	
19,20			Etam. en voie de flétrissement	Etam. encore incluse
4 juillet				
8,00				Anthère dépourvue de pollen, bleue

3) Fleur de la zone périphérique

Temps *Heure*	*Et. postérieure gauche*	*Et. postérieure droite*	*Et. antérieure gauche*	*Et. antérieure droite*
3 juillet				
8,30	Anthère entre en déhiscence			
11,00	Anthère bleue	Filet dressé; anthère en déhiscence		
12,15			Filet en crosse proéminente	
13,15			»	
14,30			Anthère vidée, bleue	
18,00				
19,20				Etamine encore incluse
4 juillet				
8,00				Anthère vidée, bleue

4) Fleur de la zone périphérique

Temps *Heure*	*Et. postérieure droite*	*Et. postérieure gauche*	*Et. antérieure droite*	*Et. antérieure gauche*
7,45	Filet dressé; anthère non encore en déhiscence			
9,00	»			
10,15	Anthère vidée, bleue			
11,00	»	Anthère entre en déhiscence		
12,00		Anthère bleue	Filet en crosse très accentuée	
13,30			Filet dressé; anthère non encore en déhiscence	
14,15			Anthère bleue	
15,15				Filet en crosse proéminente
16,15				Filet dressé; anthère non encore en déhiscence
17,00				Anthère entre en déhiscence
17,45				Anthère bleue

5) Fleur de la zone moyenne

Temps *Heure*	*Et. postérieure droite*	*Et. postérieure gauche*	*Et. antérieure droite*	*Et. antérieure gauche*
7,45	Filet dressé; anthère non encore en déhiscence			
10,15	Anthère vidée, bleue	Filet dressé Anthère non en déhiscence		
11,00	Anthère bleue	Anthère vidée, bleue		
12,00	»	Filet en crosse	Filet dressé; anthère non encore en déhiscence	
13,30			Anthère vidée, bleue	Etam en train de se lever
14,15				Anthère vidée, bleue

6) Fleur de la zone moyenne

Temps *Heure*	*Et. postérieure droite*	*Et. postérieure gauche*	*Et. antérieure droite*	*Et. antérieure gauche*
11,00	Filet dressé, mais encore arqué; anthère non encore entrée en déhiscence			
11,45	Anthère sans pollen, donc bleue	Filet en crosse proéminente		
12,30		Filet dressé, mais encore courbe Anthère non encore en déhiscence		
13,30		Anthère bleue	Anthère entre en déhiscence	
14,20			Anthère bleue	
15,00				Filet en crosse proéminente
15,45				Anthère entre en déhiscence
16,30				Anthère vidée, bleue
17,30				Anthère bleue

7) Fleur de la zone moyenne

Temps *Heure*	*Et. postérieure droite*	*Et. postérieure gauche*	*Et. antérieure droite*	*Et. antérieure gauche*
15 juillet				
11,45	Filet en crosse proéminente			
12,30	Filet dressé; anthère en déhiscence			
13,30	Anthère vidée, bleue	Filet en crosse proéminente		
14,20	Anthère bleue	Anthère en déhiscence		
15,00		Anthère bleue		
15,45			Etam. en train de se lever	
16,30			Anthère débarrassée du pollen, bleue	
17,30			Anthère bleue	
20,00				Etamine encore incluse
16 juillet				
8,00				Anthère débarrassée du pollen, bleue

8) Fleur de la zone centrale

Temps *Heure*	*Et. postérieure gauche*	*Et. postérieure droite*	*Et. antérieure gauche*	*Et. antérieure droite*
15 juillet				
8,45	Filet en crosse proéminente			
9,30	»			
10,15	Filet dressé; anthère non encore en déhiscence			
11,00	Anthère entre en déhiscence			
11,45	Anthère vidée, bleue	Etam. en train de se dresser		
12,30	Anthère bleue	Anthère entre en déhiscence		
13,30		Anthère vidée, bleue		
14,20			Filet en crosse proéminente	
15,00			»	
15,45			Filet dressé; anthère non encore en déhiscence	
16,30			Anthère en déhiscence	
17,30			Anthère bleue	
20,00				Etamine encore incluse
16 juillet				
8,00				Anthère entre en déhiscence

9) Fleur de la zone centrale

Temps *Heure*	*Et. postérieure droite*	*Et. postérieure gauche*	*Et. antérieure droite*	*Et. antérieure gauche*
15 juillet				
10,15	Filet en crosse proéminente			
11,00	Filet dressé; anthère non entrée en déhiscence			
11,45	Filet dressé; anthère vidée			
12,30	Anthère bleue			
14,20		Filet en crosse proéminente		
15,00		Filet se dresse		
15,45		Anthère en déhiscence		
16,30		Anthère débarrassée du pollen, bleue		
20,00			Etamine encore incluse	Etamine encore incluse
16 juillet				
8,00			Anthère bleue	Anthère bleue

10) Fleur de la zone moyenne

Temps *Heure*	*Et. postérieure droite*	*Et. postérieure gauche*	*Et. antérieure droite*	*Et. antérieure gauche*
15 juillet				
9,30	Filet en crosse proéminente			
10,15	Filet dressé; anthère non encore entrée en déhiscence			
11,00	Anthère débarrassée du pollen, bleue			
11,45	Anthère bleue	Filet en train de se dresser		
12,30		Anthère bleue		
13,30			Filet en crosse proéminente	
14,20			Anthère entre en déhiscence	
15,00			Anthère débarrassée du pollen, bleue	
15,45				Etamine encore incluse
20,00				»
16 juillet				
8,00				Anthère bleue

11) Fleur de la zone moyenne

Temps *Heure*	*Et. postérieure droite*	*Et. postérieure gauche*	*Et. antérieure droite*	*Et. antérieure gauche*
16 juille				
8,15	Filet en crosse plus accentuée que chez les 3 autres			
13,45	L'étamine se dresse			
14,30	Filet dressé; anthère non encore en déhiscence			
15,15	Anthère débarrassée de pollen, bleue	Filet encore très courbé, mais en-dehors de la corolle		
16,00	Anthère bleue	Anthère débarrassée du pollen		
16,45		Anthère bleue		
20,00			Encore incluse	Encore incluse
17 juillet				
7,45			Filet dressé; anthère en déhiscence	
8,30			Anthère vidée, bleue	Le filet se dresse

12) Fleur de la zone moyenne

Temps *Heure*	*Et. postérieure droite*	*Et. postérieure gauche*	*Et. antérieure droite*	*Et. antérieure gauche*
8,15	Filet incomplètem^{t} dressé			
9,15	Filet dressé droit; anthère en déhiscence			
10,00	Anthère vidée, bleue	Filet en crosse proéminente		
10,45	»	Les 2 branches du filet à angle droit; anthère vidée, bleue		
11,30			Filet en train de se dresser; anthère en déhiscence	
12,15			Anthère vidée, bleue	Filet se dresse
13,00				Anthère vidée, bleue
13,45				Anthère bleue

13) Fleur de la zone moyenne

Temps *Heure*	*Et. postérieure droite*	*Et. postérieure gauche*	*Et. antérieure droite*	*Et. antérieure gauche*
10,00	Filet en crosse proéminente			
10,45	Filet en train de se dresser			
11,30	Anthère vidée, bleue	Filet en crosse proéminente		
12,15	Anthère bleue	Anthère vidée, bleue		
13,00			Filet en crosse proéminente	
13,45			Filet en train de se dresser	
14,30			Anthère à moitié vidée	
15,15			Anthère bleue	Filet en train de se dresser
16,00				Anthère vidée, bleue
16,45				Anthère bleue

14) Fleur de la zone centrale

Temps *Heure*	*Et. postérieure gauche*	*Et. postérieure droite*	*Et. antérieure gauche*	*Et. antérieure droite*
16 juillet				
11,30	Filet en crosse proéminente			
12,15	Filet dressé; anthère à moitié vidée			
13,00	Anthère vidée, bleue			
13,45	»			
16,45		Filet se dresse		
17,45		Anthère vidée, bleue		
18,30		Anthère bleue		
20,00			Encore incluse	Encore incluse
17 juillet				
7,45			Anthère vidée, bleue	Anthère vidée, bleue

15) Fleur de la zone sous-moyenne

Temps	*Et. postérieure gauche*	*Et. postérieure droite*	*Et. antérieure gauche*	*Et. antérieure droite*
16 juillet				
10,45	Filet en crosse proéminente			
11,30	Filet dressé, anthère non encore en déhiscence			
12,15	Anthère vidée, bleue			
13,00	Anthère bleue			
14,30		Filet en train de se lever		
15,15		Anthère vidée, bleue		
20,00			Encore incluse	Encore incluse
17 juillet				
7,45			Anthère en déhiscence	Anthère en déhiscence

16) Fleur de la zone sous-moyenne

Temps	*Et. postérieure gauche*	*Et. postérieure droite*	*Et. antérieure gauche*	*Et. antérieure droite*
16 juillet				
10,00	Filet en crosse proéminente			
10,45	Filet dressé; anthère en déhiscence			
11,30	Anthère vidée, bleue			
12,15	Anthère bleue			
13,00		Filet en crosse proéminente		
13,45		Anthère débarrassée de son pollen : bleue		
14,30		Anthère bleue		
17,00			Filet en crosse proéminente	
17,45			Anthère en déhiscence	
18,30			Anthère vidée bleue	
20,00				Encore incluse
17 juillet				
7,45				Anthère vidée, bleue

17) Fleur de la zone sous-moyenne

Temps *Heure*	*Et. postérieure gauche*	*Et. postérieure droite*	*Et. antérieure gauche*	*Et. antérieure droite*
16 juillet				
10,00	Filet en crosse proéminente			
10,45	Filet dressé, anthère en déhiscence			
11,35	Anthère vidée, bleue			
12,15	Anthère bleue			
13,00		Filet en crosse très proéminente		
13,45		Anthère débarrassée de son pollen: bleue		
16,45		Anthère bleue		
20,00			Encore incluse	Encore incluse
17 juillet				
7,45			Filet dressé, anthère vidée: bleue	Filet en train de se lever

Si à la fin de cette étude, sur le déploiement des étamines d'une fleur de *Knautia arvensis*, nous comparons le résultat à ceux obtenus au cours d'une étude analogue sur *Knautia silvatica*, nous pourrons établir deux catégories de faits nettement séparés: 1) l'existence de processus communs à ces deux espèces, et 2) l'existence de processus différenciels.

Les *phénomènes communs* à ces deux espèces sont les suivants. — Chez *Knautia arvensis* comme chez *Knautia silvatica*, l'épanouissement des quatre pièces de l'androcée est *successif*. Une étamine ne se lève jamais au même moment qu'une autre, comme cela se remarque pour d'autres espèces de Dipsacacées *(Cephalaria, Dipsacus)*. — Comme chez *Knautia silvatica*, c'est toujours une étamine de la paire postérieure, tantôt c'est la droite, tantôt c'est la gauche, qui donne le signal d'épanouissement. A partir de cette étamine postérieure, le mode de succession est défini. Ainsi, par exemple, si l'étamine épanouie la première, est la postérieure droite, la suivante sera la postérieure gauche, la troisième sera toujours, quel que soit le temps qui s'écoule (une nuit par exemple), l'étamine diamétralement opposée, c'est-à-dire l'antérieure droite; l'étamine antérieure gauche termine le phénomène. Ce mode d'épanouissement suit donc exactement les mêmes lois que l'épanouissement des étamines chez *Knautia silvatica* (p. 63).

Le phénomène le plus frappant qui *différencie l'épanouissement* de l'andrrocée des deux espèces précédemment étudiées, est un phénomène d'ordre chronologique. Au cours des nombreux cas d'épanouissement que nous avons analysé chez *Knautia silvatica*, nous avons pu nous rendre compte (pp. 51-62), 11 fois sur 12, que l'androcée commence à lever sa première étamine entre 7 et 8 heures du matin. A 18 heures, et souvent même avant, la dernière étamine présente une anthère bleue, donc vidée de pollen, et un filet qui commence déjà à devenir flasque. Nous avons également appris que l'épanouissement des quatre étamines d'une fleur de *Knautia silvatica* demande un laps de temps compris entre 7 heures et 8 heures. — *Il semble qu'il en est autrement chez Knautia arvensis.* Dans les dix-sept cas analysés, il s'agit de fleurs portées non seulement par des pieds différents, mais aussi de fleurs étudiées au cours des diverses époques de floraison (1934, 1935 et 1936). Nous avons pu nous rendre compte, que douze fois sur dix-sept, l'épanouissement de l'androcée n'est pas total au cours d'une même journée. En général, trois ou même deux étamines seulement, arrivent à se déployer pendant le premier jour; les autres se levant au début de la matinée du jour suivant: aucun épanouissement n'ayant lieu au cours de la nuit. Le phénomène s'arrête d'ailleurs bien avant le crépuscule, vers 18 heures en moyenne, et cela au mois de juillet.

Si donc, dans un grand nombre de cas, l'épanouissement des étamines d'une fleur de *Knautia arvensis* s'étale sur un laps de temps plus long que chez des fleurs témoins de *Knautia silvatica*, ceci ne semble pas dû à ce fait que chaque étamine de *Knautia arvensis*, prise isolément, exige un temps plus considérable pour passer du stade ployé en crosse au stade de l'anthère vidée et bleue, que chez *Knautia silvatica*. En effet, au cours de nos dix-sept relevés, nous avons pu établir que ce temps est, chez *Knautia arvensis* comme chez *Knautia silvatica*, d'environ 45 minutes.

Le phénomène particulier à *Knautia arvensis* doit être le plus souvent mis en rapport avec ce fait que, chez cet espèce, l'épanouissement des étamines débute assez tard dans la matinée: entre 10 heures et 11 heures, quelquefois même vers 14 heures (étude No. 11). Il en est ainsi des études numéros 2, 7, 8, 9, 10, 13, 14, 15 et 16.

Ce retard dans l'épanouissement des éléments d'une fleur de *Knautia arvensis* est d'autant plus remarquable, qu'il ne s'observe pas pour l'ensemble des fleurs d'un capitule. En effet, nous avons constaté, à plusieurs reprises, que des fleurs voisines appartenant à la même zone (ex.: N^{os} 11 et 12) se comportent différemment. Ceci nous amène à penser que, pour expliquer ce phénomène, il faut beaucoup moins incriminer les agents physiques comme la lumière et la chaleur, que des particularités d'ordre physiologique: les fleurs de *Knautia arvensis* sont peut-être moins bien approvisionnées en substances nutritives que celles de *Knautia silvatica*.

Pendant le temps où la fleur de *Knautia arvensis* est au stade mâle, d'ailleurs discontinu tout comme chez *Knautia silvatica*, le style est constamment d'une dimension inférieure à celle qu'il aura quand le stigmate sera nubile. Ce dernier a d'ailleurs ses lobes rabattus et non étalés. Le temps qui s'écoule entre le départ du dernier grain de pollen, c'est-à-dire entre la fin du stade mâle, et la réceptivité du stigmate (début du stade femelle), est variable suivant la localisation de la fleur à la surface du capitule. Les fleurs d'un capitule s'épanouissent *successivement*, alors que les stigmates de ces fleurs deviennent nubiles *simultanément* (ou presque).

Il va de soi que l'étude des rapports chronologiques existant entre le stade mâle et le stade femelle, ne peut être commencée avant d'avoir envisagé les modalités de l'épanouissement des fleurs d'un capitule. A partir de maintenant, il n'y a plus lieu d'étudier les fleurs indépendamment les unes des autres comme c'était possible et légitime pour le stade mâle. En effet, les fleurs d'un capitule de *Knautia arvensis*, comme celles d'un capitule de *Knautia silvatica*, forment un ensemble, une *collectivité florale*, dont tous les

membres atteignent la maturité, l'état sexuel femelle (stigmates nubiles), au même moment.

Les figures 32 à 39 expriment les états successifs que revêt une fleur de *Knautia arvensis* tout le long de son anthèse.

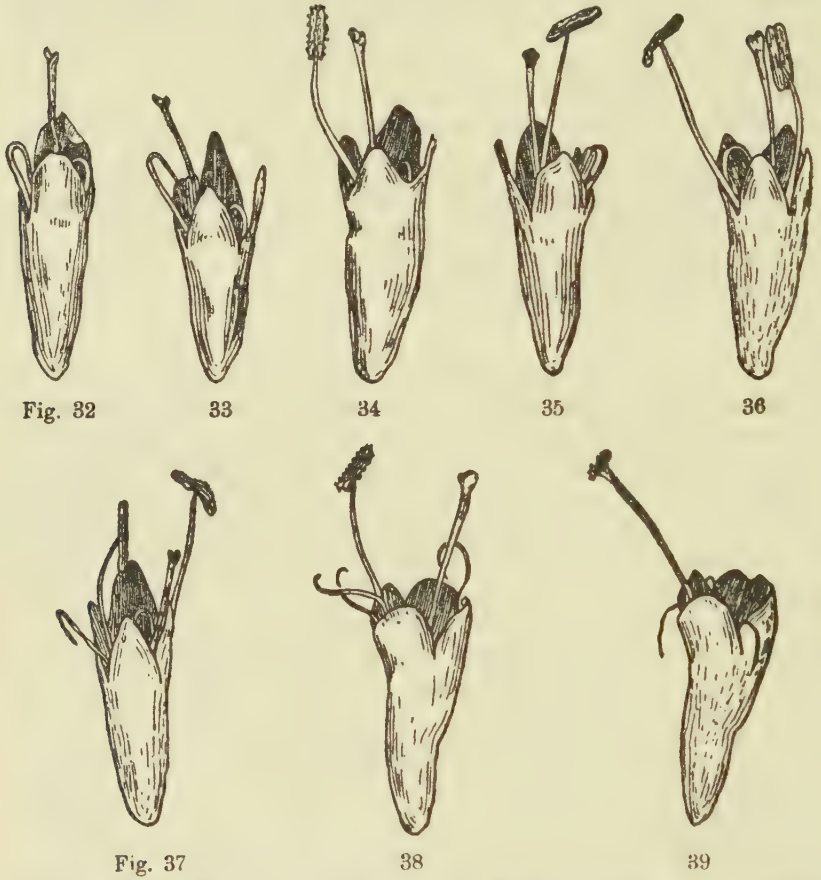


Fig. 32 33 34 35 36

Fig. 37 38 39

Fig. 32 à 39. — *KNAUTIA ARVENSIS. — Figures illustrant les principaux stades que parcourt une fleur au cours de son anthèse. — Gross.* 3 *environ.*

Histoire biologique de capitules de Knautia arvensis

Les capitules de *Knautia arvensis* que nous avons observés au cours de nos recherches, épanouissaient leurs zones florales dans un ordre qui, quant aux détails, est assez variable. La zone florale circulaire, la première épanouie, peut être la zone périphérique. Dans d'autres cas, la région privilégiée était la zone moyenne. Nous avons observé parfois un épanouissement simultané des deux zones citées. Dans d'autres cas, le mode d'épanouissement peut être, soit rigoureusement centripète, soit centrifuge. — Nous résumons ci-après nos

observations réalisées sur différents capitules de *Knautia arvensis*, en prenant le type habituel:

1er juillet à

8 h 30 — Les fleurs des zones périphérique et moyenne commencent à écarter leurs lobes corollins.

18 h 00 — Quelques étamines se lèvent dans ces deux zones.

2 juillet à

8 h 30 — L'épanouissement des étamines se poursuit dans ces deux zones.

14 h 00 — Toutes les étamines des fleurs appartenant à ces deux zones ne sont pas encore détendues.

3 juillet à

8 h 00 — Toutes les fleurs périphériques n'ont pas encore épanoui leurs étamines. A partir de la zone moyenne, la vague de déploiement se dirige lentement dans le sens centripète.

14 h 30 — L'onde partie de la zone moyenne progresse lentement. Toutes les fleurs périphériques ne sont pas encore complètement épanouies.

18 h 00 — Ne reste plus à épanouir que la zone sous-moyenne et la zone centrale.

4 juillet à

8 h 00 — L'état de chose est le même que la veille. A ce moment, les styles, dont les stigmates ne sont pas encore réceptifs, mesurent: 13 à 15 mm pour les fleurs périphériques à filets plus ou moins flétris; 9 à 10 mm pour les fleurs de la zone sous-moyenne à étamines encore incluses; 11 à 12 mm pour les fleurs de la zone moyenne à filets plus ou moins flétris et 7 à 8 mm pour celles de la zone centrale à étamines encore incluses.

18 h 00 — Les fleurs de la zone sous-moyenne sont en train d'épanouir leurs étamines. L'onde d'épanouissement centripète continue à progresser.

5 juillet à

7 h 30 — Les fleurs de la zone sous-moyenne continuent à s'épanouir. Dans la zone centrale il ne reste plus que trois fleurs non épanouies.

15 h 00 — Les fleurs de la zone sous-moyenne ont toutes déployé leurs étamines. Au centre, il ne reste plus qu'une fleur dont l'androcée est en voie d'épanouissement.

6 juillet à

8 h 00 — Tous les filets sont plus ou moins flétris. Il ne reste plus un grain de pollen disponible; les styles n'ont pas encore de stigmates pollinisés.

10 h 00 — Les stigmates se pollinisent.

16 h 00 — Les stigmates sont fortement pollinisés.

7 juillet. — Au cours de la matinée — Les fleurs tombent.

De cette étude nous pouvons déduire:

1) qu'entre le moment de l'épanouissement des premières fleurs d'un capitule de *Knautia arvensis*, et la chute de l'ensemble des fleurs de ce même capitule, il s'écoule un temps égal à six jours (en moyenne): les fleurs tombant dans la matinée du septième jour. Nous avons également trouvé des cas où ce temps était égal à sept jours, et d'autres où il n'était que de cinq jours.

2) La durée du stade neutre (temps compris entre le stade mâle et le stade femelle) que les fleurs auront à parcourir, sera d'autant plus longue que ces fleurs seront épanouies plus tôt. Elle est égale à quatre ou cinq jours pour les fleurs épanouies les premières (zones périphérique et moyenne), et à moins de vingt-quatre heures seulement pour les fleurs épanouies les dernières (zone centrale).

3) Le capitule tient donc pendant la majeure partie du temps de son anthèse, du pollen à la disposition des insectes (5 jours): pollen qui n'est pas destiné aux stigmates du même capitule, puisque ces stigmates ne deviennent réceptifs qu'après son départ.

***

Nous voyons donc qu'au point de vue biologique les capitules de *Knautia arvensis* se comportent comme ceux de *Knautia silvatica:* le stade mâle, de durée plus longue que le stade femelle, est séparé de ce dernier par un état neutre caractérisé par l'absence de pollen et la présence de stigmates non encore nubiles. L'autogamie ainsi que la gitonogamie intra-capitulaire sont exclues. La durée du stade femelle est la même pour les deux espèces de capitules. Mais, comme pour la biologie des fleurs prises séparément,

il y a, à côté de points communs, également des points différentiels entre ces deux espèces de capitules. La différence la plus frappante est, comme on pouvait s'y attendre, d'ordre chronologique: chez *Knautia silvatica* les fleurs tombent en moyenne dans la matinée du cinquième jour; chez *Knautia arvensis*, seulement dans la matinée du septième jour. Le tableau comparatif ci-après met encore davantage en lumière les caractères différentiels concernant l'anthèse de ces deux espèces de *Knautia*.

Jours	*Capitule hermaphrodite de Knautia silvatica*	*Capitule hermaphrodite de Knautia arvensis*
1er jour	Les zones périphérique et moyenne épanouissent leurs étamines	Les zones périphérique et moyenne déploient leurs étamines
2^{e} jour	Progression centripète de l'onde partie de la zone moyenne	Les étamines des zones périphérique et moyenne continuent leur épanouissement
3^{e} jour	L'onde centripète partie de la zone périphérique épanouit les étamines de la zone sub-périphérique. La zone centrale est aussi épanouie. Départ des derniers grains de pollen	Progression centripète de l'onde d'épanouissement à partir des zones moyenne et périphérique
4^{e} jour	Les stigmates deviennent réceptifs	Restent à épanouir: la zone sous-moyenne et la zone centrale
5^{e} jour	Chute des fleurs	Les dernières fleurs des zones sous-moyenne et centrale détendent leurs étamines
6^{e} jour	——	Les stigmates deviennent réceptifs
7^{e} jour	——	Chute des fleurs

Knautia arvensis étant, au même titre que *Knautia silvatica*, une espèce gynodioïque, on peut être amené à se demander comment se comportent les capitules rigoureusement unisexués femelles, au point de vue de la biologie florale. — A cet effet, nous avons examiné des capitules femelles de *Knautia arvensis*.

Les résultats de nos observations sont résumés ci-dessous:

1er juillet à

8 h 30 — La zone moyenne épanouit ses fleurs.

18 h 00 — La même zone poursuit son épanouissement, en même temps que l'onde se dirige en direction centripète.

2 juillet à

8 h 30 — Quelques fleurs centrales restent encore à épanouir. La zone périphérique est également en voie d'épanouissement.

14 h 00 — Presque toutes les fleurs sont épanouies, sauf quelques fleurs centrales et sous-moyennes.

3 juillet à

8 h 30 — Toutes les fleurs sont épanouies. Les stigmates ne sont pas encore réceptifs. Il ne le sont même pas encore à la fin de la journée.

4 juillet à

8 h 00 — Les stigmates commencent à devenir réceptifs.

18 h 00 — Les stigmates sont abondamment pollinisés.

5 juillet à

8 h 00 — L'état de choses est le même.

6 juillet. — *Au cours de la matinée* — Les fleurs tombent.

Si nous comparons un capitule femelle de *Knautia arvensis* à un capitule hermaphrodite de la même espèce, nous verrons qu'au point de vue de l'anthèse il y a le même rapport qu'entre un capitule hermaphrodite et un capitule femelle de *Knautia silvatica.* En effet, les fleurs d'un capitule hermaphrodite de *Knautia arvensis* tombent, en général, le septième jour, celles d'un capitule femelle, déjà le sixième jour. — Les fleurs d'un capitule hermaphrodite de *Knautia silvatica* tombent le cinquième jour, celles d'un capitule femelle, le quatrième jour déjà. Il y a donc un retard d'environ un jour dans l'évolution des capitules femelles par rapport à celle des capitules hermaphrodites.

***

A propos des capitules femelles de *Knautia arvensis,* nous avons pu remarquer quelques fois que l'épanouissement débutait

par la zone centrale, et cela plus spécialement pour des inflorescences s'ouvrant dans la première semaine du mois de mai. Nous avons enregistré un fait analogue sur un capitule gynomonoïque (le premier épanoui) d'un pied de *Knautia arvensis*, le 17 mai.

Cette constatation nous amène à considérer les diverses modalités d'épanouissement que peut présenter un capitule de *Knautia arvensis*. — GÜNTHART ayant étudié en détail ces diverses modalités, nous résumons ses observations ainsi que celles de MULLER. — Ce dernier auteur rapporte (39, p. 369) que l'épanouissement des fleurs d'un capitule se fait de la périphérie vers le centre. MULLER avait remarqué également que la croissance des styles, ainsi que le développement des stigmates, s'opèrent à peu près simultanément pour l'ensemble des fleurs d'un capitule, à un moment où toutes les étamines d'un capitule ont terminé leur développement. C'est également l'opinion de KIRCHNER. — Nous voyons donc que nos observations coïncident avec celles de MULLER, en ce qui concerne le moment de l'établissement de la réceptivité du stigmate et le développement des étamines.

Mais nos opinions divergent, en ce qui concerne la croissance du style. En effet, nous avons vu que les styles à stigmates nubiles mesurent autour de 15 mm pour les fleurs périphériques, et 12 à 13 mm pour les fleurs des régions internes. Mais au moment où la zone périphérique épanouit ses étamines, le style mesure déjà 11 mm, alors qu'à la veille de l'épanouissement de la fleur il ne mesurait que 7 mm. Il en est de même pour la zone moyenne : au moment où les étamines de fleurs moyennes sont en train de se lever, leur style peut déjà mesurer 10 mm et même dépasser le niveau du pétale médian - intérieur. A un stade plus avancé de l'anthèse du capitule, au moment où il ne reste plus à épanouir que la zone sous-moyenne et la zone centrale, aucun stigmate n'étant encore réceptif, les styles des fleurs périphériques mesurent entre 12 et 13 mm. Ils sont déjà très voisins de leurs dimensions définitives: ceux des fleurs moyennes ont entre 10 et 11 mm; ceux des fleurs sous-moyennes, à étamines encore incluses, mesurent 7 à 8 mm et ceux des fleurs centrales à androcée également inclus, 7 à 8 mm.

Par conséquent, et contrairement à ce qu'admet MULLER, les styles s'accroissent *continuellement* au cours de l'anthèse, et il en résulte qu'un capitule en voie d'épanouissement montre des styles de longueurs différentes: les plus longs correspondants aux fleurs épanouies les premières. Ce fait de l'inégalité de la longueur des styles au cours de l'anthèse, avant l'établissement de la fonction réceptive du stigmate, est également très facile à vérifier sur les capitules à fleurs unisexuées femelles. Les styles des fleurs épanouies les premières sont plus longs que ceux des fleurs en voie

d'épanouissement. — Ces observations plaident donc contre une croissance simultanée. Au moment où, les stigmates deviennent nubiles, les styles ont atteint leurs dimensions définitives rapportées ci-dessus.

GÜNTHART (pp. 208 - 213) confirme les vues de MULLER en ce qui concerne le mode d'épanouissement centripète. Il le schématise d'ailleurs dans sa figure 5 page 209. Le capitule, comme le veut MULLER, passe par un stade mâle et un stade femelle complètement indépendants l'un de l'autre. Le stade mâle est de durée plus longue que le stade femelle. GÜNTHART dit que ce schéma de l'épanouissement centripète répond au plus grand nombre des plantes examinées par lui. Pour 20 à 30 % des capitules de *Knautia arvensis* examinés, l'auteur fait remarquer que les fleurs situées à l'intérieur et au contact des fleurs périphériques, ainsi que celles de la zone III, sont en retard sur les autres. — Dans quelques capitules, ajoute GÜNTHART, ce sont les fleurs centrales qui s'épanouissent les premières. Dans tous ces cas, dit-il, le capitule ne passe plus par un stade mâle et puis par un stade femelle complètement indépendants l'un de l'autre. En effet, dans son schéma numéro 7 page 211, où l'épanouissement commence par la zone centrale, le stade mâle chevauche sur le stade femelle. Le schéma 8 qui totalise les observations faites sur une moyenne d'environ 20 capitules, montre également un déploiement centrifuge. Mais là, les deux stades mâle et femelle, s'ils n'empiètent pas l'un sur l'autre, sont toutefois très voisins.

GÜNTHART représente en tout huit schémas sur les différents modes d'épanouissement des capitules de *Knautia arvensis:* schémas qui sont destinés à illustrer les grandes variations pouvant exister dans le mode de succession de l'épanouissement des divers verticilles floraux, et dans les rapports de dichogamie de cette espèce. Dans quatre des huit cas étudiés par l'auteur (schémas 7, 9, 10 et 12), le stade mâle empiète sur le stade femelle. Le degré de dichogamie, lui-même, considéré dans une fleur prise isolément, peut varier de la façon la plus prononcée. L'auteur conclut en disant qu'il n'a rencontré dans le capitule d'aucune autre Dipsacacée, une si grande variabilité dans le processus au point de vue chronologique.

Dans les cas soumis à notre étude, nous avons pu enregistrer diverses modalités d'épanouissement; mais toutes les fois nous avions affaire à un stade mâle très long, séparé nettement d'un stade femelle beaucoup plus court. — Dans quelques cas fort isolés cependant, nous avons repéré, dans la zone moyenne, de rares fleurs dont le stigmate était pollinisé avant que les étamines des autres fleurs du même capitule aient livré leur pollen aux insectes. Ces

cas ayant été très rares, nous n'en avons pas tenu compte au cours de notre exposé.

Nous donnons ci-dessous la liste des insectes que MULLER (38, p. 370), ALFKEN (1), LŒW (35) et KNUTH (34, 2/1, pp. 559 à 562) ont rencontrés à la surface des capitules de la Scabieuse des champs.

COLÉOPTÈRES. — a) *Cérambycidés : Leptura livida* F.: *L. maculicornis* DEG.; *Pachyta octomaculata* F.; *Strangalia armata* HBST.; *Str. atra* F.; *Str. attenuata* L.; *Str. bifasciata* MULL.; *Str. melanura* L.; *Toxotus meridianus* L. b) *Curculionidés : Miarus campanulae* L. c) *Nitidulidés : Meligethes aeneus* F.; *Meligethes sp.* d) *Oedéméridés : Oedemera flavipes* F. e) *Phalacridés : Olibrus bicolor* F. f) *Lamellicornes : Hoplia philanthus* SULZ.; *Trichius fasciatus* L. g) *Chrysomélidés : Cryptocephalus sericeus L.* — DIPTÈRES : a) *Asilidés : Dioctria flavipes* MG. b) *Bombylidés : Anthrax paniscus* ROSSI; *Exoprosopis capucina* F. c) *Conopidés : Conops quadrifasciatus* DEG.; *Myopa fasciata* MG.; *Physocephala rufipes* F.; *Physocephala vittata* F.; *Sicus ferrugineus* L.; *Zodion cinereum* F. d) *Empidés : Empis livida* L.; *E. opaca* F.; *E. tessellata* F. e) *Muscidés : Aricia incana* WIED.; *Dexia canina* F.; *Echinomyia tessellata* F.; *Micropalpus fulgens* MG.; *Ocyptera cylindrica* F. f) *Syrphidés : Eristalis anthophorinus* ZETT; *E. arbustorum* L.; *E. horticola* DEG.; *E. intricarius* L.; *E. nemorum* L.; *E. pertinax* SCOP.; *E. rupium* F.; *E. sepulcralis* L.; *E. tenax* L.; *Helophilus pendulus* L.; *H. trivittatus* F.; *Platycheirus peltatus* MG.; *Sericomyia borealis* FALL.; *Syritta pipiens* L.; *Syrphus nitidicollis* MG.; *S. pyrastri* L.; *S. ribesii* L.; *Volucella bombylans* L.; *V. pellucens* L.; *V. plumata* L. g) *Tabanidés : Haematopota pluvialis* L.; *Tabanus rusticus* L. — HÉMIPTÈRES : *Calocoris roseomaculatus* DEG. — HYMÉNOPTÈRES. — *Apidés : Anthophora furcata* PZ.; *Anthrena hattorfiana* F.; *A. gwynana* K.; *A. marginata* F.; *Apis mellifica* L.; *Bombus agrorum* F.; *B. arenicola* THOMS.; *B. barbutellus* K.; *B. campestris* PZ.; *B. derhamellus* K.; *B. distinguendus* MOR.; *B. hortorum* L.; *B. hypnorum* L.; *B. lapidarius* L.; *B. pratorum* L.; *B. proteus* GERST.; *B. rajellus* ILL.; *B. ruderatus* F.; *B. rupestris* L.; *B. silvarum* L.; *B. terrester* L.; *B. vestalis* FOURC.; *Coelioxys acuminata* NYL.; *C. conoidea* ILL.; *C. octodentata* LEP.; *C. quadrigentata* L.; *C. rufescenes* LEP.; *Crocisa histrio* F.; *Dasypoda hirtipes F.*; *D. plumipes* PZ.; *D. Thomsoni* SCHUTT; *Diphysis serratulae* PZ.; *Epeolus variegatus* L.; *Eriades nigricornis* NYL.; *E. truncorum* L.; *Halictus albipes* F.; *H. calceatus* SCOP.; *H. cylindricus* F.; *H. fulvicornis* K.; *H. leucozonius* SCHR.; *H. sexnotatus* K.; *H. zonulus* SM.; *Macropis labiata PZ.*; *Megachile argentata* F.; *M. centuncularis* L.; *M. circumcincta* K.; *M. maritima* K.; *M. Willughbiella* K.; *Mellita leporina* PZ.; *Nomada armata* H. SCH.; *N. Fabriciana* L.; *N. jacobaeae* PZ.; *N. lineola* PZ.; *Osmia aenea* L.; *O. fulviventris* PZ.; *Psithyrus barbutellus* K.; *P. campestris* PZ.; *P. rupestris* F.; *P. vestalis* FOURCR.; *Stelis breviuscula* NYL.; *St. phaeoptera* K. *Sphégidés : Ammophila campestris* LTR.; *A. sabulosa* L.; *Bembex rostrata* L.; *Crabro scutellatus* SCHEV.; *C. subterraneus* F.; *Psammophila affinis* K.; *Ps. viatica* L.; *Tachytes obsoletus* ROSS. *Vespidés : Odynerus oviventris* WESM.; *O. parietum L.* — LÉPIDOPTÈRES. — *Noctuidés : Euclidia glyphica* L.; *Mamestra serena* S. V.; *Plusia gamma* L. *Rhopalocères : Argynnis* aglaja *L.*; *A. ino* L.; *A. paphia* L.; *Colias hyale* L.; *Epinephele janira* L.; *Hesperia lineola* OCH.; *Lycaena semiargus* ROTT.; *Papilio Machaon* L.; *Pieris brassicae* L.; *Pieris sp.*; *Polyommatus phlaeas* L.; *Rhodocera rhamni* L.; *Satyrus semele* L.; *S. medea* S. V.; *Vanessa atalanta* L.; *V. urticae* L. *Sphingidés : Ino statices* L.; *Zygaena achilleae* ESP.; *Z. filipendulae L.*; *Z. lonicerae* ESP.; *Z. minos* S. V. *Tinéidés : Adela sp.*

Résumé

Résumons nos connaissances relatives à la *Morphologie* et à la *Biologie florale* de *Knautia arvensis.*

Morphologie florale. — Les dimensions des capitules de *Knautia arvensis* varient avec leur position sur l'individu, l'époque de l'apparition et enfin avec le sexe.

L'ensemble des fleurs d'un capitule sont nettement zygomorphes, le degré de zygomorphisme est fonction de la zone du capitule que l'on envisage: les fleurs périphériques sont les plus zygomorphes; le degré de zygomorphisme de l'ensemble des fleurs situées au-delà de la zone sub-périphérique est du même ordre de grandeur: la zone sub-périphérique constituant un véritable terme de passage.

Les étamines ployées dans le bouton floral, présentent après leur épanouissement un filet de 11 à 12 mm de long qui élève, à 4 ou 5 mm au-dessus du niveau de la corolle, une anthère de 3 à 3,5 mm de long sur 1 mm de large.

Les styles atteignent une longueur de 13 à 15 mm dans les fleurs hermaphrodites, 11 à 12 mm dans les fleurs femelles. — Ils sont surmontés d'un stigmate polymorphe bi- ou trilobé, aux bords entiers ou profondément échancrés. — Les grains de pollen se fixent sur une région marginale possédant un éclat gras caractéristique.

Biologie florale. — Le mouvement staminal n'est pas lié à un moment donné de la journée. — Comme chez les *Knautia silvatica*, il s'effectue suivant le mode successif, à cette seule différence près qu'il débute, en général, plus tard dans la matinée. Interrompu dès avant la tombée de la nuit, il reprend, le lendemain matin, l'ordre normal étant intégralement conservé. — L'état femelle d'une fleur ne s'installe qu'après l'état mâle. La durée de l'état intermédiaire asexué est fonction de la zone du capitule à laquelle appartient la fleur envisagée.

L'anthèse d'un capitule hermaphrodite de *Knautia arvensis* exige, en moyenne, sept jours. Pendant les cinq premiers s'effectue l'épanouissement et le mouvement staminal des fleurs, et cela, sous l'action de deux ondes à marche centripète, l'une d'origine périphérique, l'autre naissant au niveau de la zone moyenne des capitules. Au cours du sixième jour l'ensemble des stigmates d'un capitule deviennent aptes à recevoir l'agent fertilisant. Les fleurs tombent le septième jour. Les capitules femelles de cette même espèec exigent pour terminer le cycle de leur anthèse un temps moindre: six jours, en moyenne.

CHAPITRE III

Genre Succisa Benth et Hook

SUCCISA PRATENSIS

Succisa pratensis est la Dipsacacée indigène qui fleurit le plus tard dans l'année. Suivant les régions, elle n'ouvre ses capitules qu'au début ou vers le milieu du mois d'août. Elle poursuit sa floraison jusque vers la fin du mois de septembre. Nous en avons encore trouvé en fleurs au début du mois d'octobre.

Cette espèce habite de préférence les prairies humides. Dans ces prairies à tendance hygrophile, cette plante a été rencontrée en compagnie de : *Heracleum sphondylium, Centaurea iacea, Leontodon autumnalis, Briza media, Potentilla Tormentilla, Cirsium palustre, Parnassia palustris, Spiraea Ulmaria, Caltha palustris, Alchemilla, Lythrum salicaria, Angelica silvestris, Myosotis palustris, Lysimachia vulgaris, Sanguisorba officinalis, Valeriana dioica, Alnus glutinosa.* Une strate muscinale recouvrait le sol humide. — L'étude de la prairie où *Succisa pratensis* se trouvait en compagnie des plantes citées a été effectuée le 21 août 1935. Il s'agit d'un pré d'une vallée latérale de la rive droite de la Bruche, en face de Lutzelhouse, en amont de la ferme Bachmatten. Nous y avons remarqué que *Succisa pratensis* ne fréquentait pas les terrains franchement humides des abords immédiats du cours d'eau.

Les individus de *Succisa pratensis* qui nous ont permis d'étudier la morphologie et la biologie florale de cette espèce, étaient ceux qui se trouvaient au Jardin Botanique de la Faculté des Sciences de Strasbourg. Cette étude a été effectuée dans les premiers jours du mois d'août 1935. Pendant tout le temps de nos recherches, nous étions favorisés par des conditions atmosphériques convenables : ombre, température : 14° à 7 h. 40; 16° à 9 h. 00; 25° à 11 h.

Cette étude comprendra d'abord l'anatomie de l'appareil floral ainsi que l'étude des divers dispositifs assurant sa protection, ou intervenant de quelque façon que ce soit au cours de l'anthèse. — Ensuite, nous envisagerons le fonctionnement des divers appareils décrits.

Les capitules hermaphrodites sub-hémisphériques ou sub-globuleux de cette espèce, ont, au moment de l'épanouissement des fleurs, un diamètre basal de 2,3 à 2,5 cm. S'il s'agit d'un capitule à fleurs toutes unisexuées femelles, ce diamètre varie entre 1,5 et 1,7 cm. Ces capitules qui, avant l'épanouissement des fleurs, ressemblent à une mûre (pl. IV) comprennent un réceptacle supportant les bractées ainsi que les fleurs. L'ensemble de l'inflorescence est entouré, au niveau de l'insertion sur le pédoncule floral, par un involucre.

Le Réceptacle floral est de dimensions réduites. Au moment où le capitule passe par le stade femelle, cet organe mesure en moyenne 3 mm de haut sur 2 mm de large. A sa partie supérieure, il est nettement arrondi; du côté inférieur, il fait suite au pédoncule floral dont il constitue le prolongement dilaté. Circulaire en section transversale, cette cavité est comblée par un tissu spongieux peu dense. Vers l'extérieur, elle est limitée par une surface peu résistante, supportant bractées-mères et fleurs.

Involucre. — Cet organe est formé par un ensemble de pièces foliacées disposées sur deux rangées concentriques. Les pièces externes, à la fois les plus grandes et les plus vivement colorées, sont en moyenne au nombre de 8 à 10. Leur couleur est d'un vert vif. De forme générale lancéolée, elles atteignent de 8 à 10 mm de long, sur une largeur maxima sub-basale de 4 à 5 mm. La pointe qui les termine ne dépasse guère le niveau du pétale médian-antérieur des fleurs périphériques épanouies.

Au voisinage de la région axiale, là où les bractées de l'involucre touchent le pédoncule floral, ces organes subissent à la fois un rétrécissement et un épaississement. Ce dernier phénomène se traduit par une série de 5 à 7 proéminences dorsales d'un vert plus clair, entourant le pédoncule floral. Ces proéminences sont nettement séparées du reste de la bractée par un sillon transversal plus ou moins profond.

Le microscope révèle l'existence de poils tecteurs unicellulaires, le long des bords de cet organe; les plus allongés de ces poils sont localisés dans la partie inférieure de la bractée. A l'aisselle de chacune des bractées de l'involucre se trouve une fleur. — Ces organes jouent donc un double rôle. (v. *Dipsacus pilosus* et *Cephalaria tatarica*).

Les Bractées-Mères des Fleurs sont des organes de forme lancéolée d'environ 8 mm de long et de 1 mm de largeur maxima. A leur extrémité libre, elles se terminent en angle aigu prononcé. Du côté de leur point d'insertion, elles se terminent en segment longuement effilé et incolore, alors que la partie supérieure contient du pigment chlorophyllien très souvent masqué, du côté dorsal, par un pigment plus foncé de nature carotènoïde. L'extrémité libre des bractées arrive à peu près à l'endroit où s'indivi-

dualise le lobe du pétale médian-antérieur. Quand les fleurs sont encore fermées, l'extrémité pointue de ces bractées dépasse légèrement le niveau des boutons floraux.

Il existe une série continue de termes de transition entre les bractées-mères des fleurs et les bractées de l'involucre. Nous savons que, chez *Succisa pratensis*, l'ensemble des bractées d'une inflorescence, même celles de l'involucre, portent une fleur à leur aisselle. La transition entre ces deux organes type est rapide; déjà à partir de la troisième rangée florale, les bractées-mères des fleurs ont atteint leur forme définitive.

Les Fleurs. — Le nombre des fleurs portées par un capitule hermaphrodite oscille entre 70 et 100. Celui des fleurs que porte un capitule unisexué femelle est sensiblement moins grand : 45 à 70. Nous savons d'ailleurs que les capitules femelles sont de taille plus réduite.

Les fleurs sont d'un beau bleu-violet. Nous avons également trouvé, surtout dans la vallée de la Bruche, des capitules où le pigment anthocyanique faisait complètement défaut. Dans ce cas, les fleurs étaient blanches. Des fleurs de couleur intermédiaire ont été signalées par Bonnier (3 vol. p. 61) : à côté des deux couleurs extrêmes signalées, il cite des fleurs *bleuâtres*, *lilacées* et *roses*.

Les fleurs gamopétales tétramères ont une longueur de 8, 8,5 ou 9 mm, quelle que soit la région du capitule qui les porte. De même, elles possèdent toutes le même degré de zygomorphisme. En effet, la différence de hauteur entre l'extrémité du lobe corollin médian antérieur et celle du lobe médian postérieur, varie toujours entre 1 et 1,5 mm.

L'androcée, formé de quatre étamines, est, au même titre que la corolle, symétrique par rapport à un plan. La paire d'étamines antérieure est plus courte que celle des étamines postérieures; la différence est de l'ordre de 1 mm ; elle n'intéresse d'ailleurs que le filet. Il est à remarquer que les deux paires d'étamines s'insèrent au même niveau sur le tube corollin. Cette inégalité dans la taille des étamines s'est trouvée vérifiée dans les diverses régions d'un capitule. Avant l'épanouissement de la corolle, le filet est ployé en crosse.

L'inégalité dans la dimension des filets n'intéresse pas les anthères qui, toutes, ont 3 mm. de long sur environ 1 mm de large. Avant la déhiscence, elles sont d'une couleur rosée; après le départ du pollen, les anthères vides présentent une coloration rouge-violet. Cette différence dans la coloration est due à ce que les anthères, avant leur déhiscence, renferment un pollen d'un gris brillant masquant le pigment anthocyanique de la paroi des anthères. — Au moment de la déhiscence, les anthères se placent obliquement ou perpendiculairement par rapport au filet qui les supporte. De la sorte, la surface qui offre le pollen est dirigée vers le haut, disposition qui facilite son enlèvement par les insectes, et cela d'autant

plus que les anthères en déhiscence s'étalent 4 à 5 mm au-dessus du niveau de la corolle.

Style et stigmate. — Au moment où le style a atteint sa taille définitive, et que le stigmate nubile est parsemé de grains de pollen, l'ensemble de cet organe mesure 11 à 12 mm pour les fleurs de la région périphérique; 10 à 11 mm pour les fleurs de la région centrale, et 11,5 à 12,5 mm pour les fleurs des régions intermédiaires. Cet organe est donc sensiblement plus court pour les fleurs de la zone centrale. — Les styles ou stigmates pollinisés dépassent la corolle de 4 à 4,5 mm pour les fleurs périphériques, 3,5 à 4 mm pour les fleurs des régions intermédiaires, et 2 mm seulement dans le cas des fleurs de la région centrale, cette distance étant calculée à partir de l'extrémité du pétale antérieur. — Cette disposition qui veut que le stigmate réceptif est porté largement au-dessus du niveau de la corolle, rend la pollinisation plus aisée. Ce dispositif est le pendant de celui, étudié plus haut, qui avait pour but d'amener les anthères en déhiscence largement au-dessus des surfaces florales.

En ce qui concerne la forme du stigmate réceptif, il s'est toujours présenté à nous comme un plateau circulaire plus ou moins horizontal, avec une région centrale légèrement déprimée. — Guéguen (17 p. 302) observe dans les fleurs *longistylées* et *brévistylées* de *Succisa pratensis*, le même dimorphisme que Muller a signalé pour les stigmates de *Knautia arvensis*, où les fleurs à petites étamines ont un stigmate à deux gros lobes renflés, et où les autres fleurs ont un stigmate simple évasé au sommet.

BIOLOGIE FLORALE.

Histoire biologique de fleurs de Succisa pratensis prises isolément.

Etude de fleurs appartenant a la zone périphérique.

1°) Le 7 *août* à

8 h 00 — Les lobes de la corolle sont déjà assez écartés pour laisser entrevoir les quatre filets encore courbés en crosse vers l'intérieur du tube.

8 h 22 — *L'étamine postérieure droite* s'épanouit; ce mouvement est brusque.

8 h 30 — *L'étamine postérieure gauche* s'épanouit et se dresse. Par ce mouvement *l'étamine antérieure droite* se trouve également entraînée en dehors de la corolle. En effet, des positions comme celle représentée par la figure 40 ont été assez souvent rencontrées chez *Succisa pratensis*. Elles rappellent, d'ailleurs, ce que nous verrons chez *Cephalaria tatarica*.

9 h 13 — *L'étamine antérieure gauche* se déploie lentement. A ce moment, l'anthère est juste au-dessus du niveau des pétales.

9 h 47 — *L'étamine antérieure gauche* est dressée; elle n'est pas encore entrée en déhiscence, alors que les trois autres ont déjà ouvert leurs loges.

10 h 30 — L'anthère de *l'étamine antérieure gauche* est entrée en déhiscence.

11 h 35 — Les quatre étamines sont dressées aux quatre échancrures de la corolle; leurs anthères sont encore abondamment garnies de pollen.

Au cours de *l'après-midi* de cette même journée d'août, les insectes enlèvent ce pollen ainsi mis à leur disposition.

8 août :

7 h 30 — Les filets sont encore dressés, mais les anthères sont tombées. A ce moment, le stigmate, non encore nubile, affleure à un niveau compris entre le lobe du pétale médian-antérieur et celui du pétale médian-postérieur. Au cours de cette journée, les filets débarrassés des anthères se flétrissent.

9 août :

8 h 30 — L'extrémité du style, non encore nubile, dépasse le niveau du lobe du pétale médian-antérieur.

10 août :

— Au cours de cette journée, le stigmate devient réceptif.

11 août :

— Vers la fin de la journée, la fleur, dont le stigmate est pollinisé, se flétrit.

12 août :

— La fleur tombe au cours de la matinée.

2°) Le *7 août* à

8 h 00 — Les lobes des pétales de la fleur périphérique ne sont que légèrement écartés.

8 h 15 — *Les deux étamines postérieures* sont dressées, mais non encore en déhiscence.

8 h 45 — *L'étamine antérieure gauche* est incomplètement déployée; son filet est encore légèrement courbe.

9 h 50 — *L'étamine antérieure gauche* est dressée, mais non encore en déhiscence.

10 h 10 — *L'étamine antérieure droite* est en déploiement.

11 h 00 — L'anthère de *l'étamine antérieure gauche*, ainsi que celles des étamines postérieures, sont en déhiscence.

11 h 30 — Les étamines, dressées aux quatre échancrures de la corolle, ont leurs anthères encore chargées de pollen.

Après-midi. — Enlèvement du pollen par les insectes.

8 août :

7 h 30 — Deux des filets sont encore dressés, mais sans anthères. Les deux autres sont flétris et possèdent encore les deux anthères. A ce moment, le stigmate se trouve au-dessous et près de l'extrémité du lobe du pétale médian-antérieur.

Pour le reste des phénomènes, cette fleur se comporte comme la précédente, c'est-à-dire que le stigmate devient réceptif le sixième jour après l'épanouissement, et que la corolle tombe le huitième jour.

Etude de fleurs provenant de la zone moyenne

- Cette région est celle qui, de tout le capitule, possède le maximum de courbure. Elle est d'ailleurs privilégiée, comme nous le verrons plus loin, quant à l'ordre d'épanouissement des diverses zones.

8 août à :

8 h 00 — Le lobe du pétale antérieur se soulève.

8 h 15 — Le pétale antérieur continue à se soulever.

8 h 50 — *L'étamine postérieure droite* est dressée.

8 h 55 — *L'étamine postérieure gauche* se dresse brusquement.

9 h 30 — *L'étamine antérieure droite* est soulevée, mais le filet est encore courbe. *L'étamine antérieure gauche* suit de très près sa congénère de droite.

11 h 15 — *Les deux étamines antérieures* ont leurs filets dressés, mais les anthères ne sont pas encore entrées en déhiscence, alors que celles des étamines postérieures le sont.

11 h 20 — *Les deux étamines antérieures* ouvrent leurs loges.

18 h 00 — Les insectes ont enlevé le pollen des anthères.

9 août à :

7 h 30 — Les anthères sont tombées. Des quatre filets, deux sont encore rigides, alors que les deux autres sont flasques. Le stigmate, non encore réceptif, se trouve à un niveau

compris entre les extrémités des pétales médian-postérieur et médian-antérieur.

13 août :

— Le stigmate est pollinisé.

14 août :

— Dès la matinée, la fleur tombe.

Etude de fleurs centrales.

1°) *7 août* à :

8 h 00 — La fleur observée a ses lobes corollins encore rabattus les uns sur les autres.

8 août à :

7 h 00 — *Les deux étamines postérieures* ont leurs anthères déjà au-dessus du niveau de la corolle, mais les filets sont encore courbes.

7 h 37 — *L'étamine antérieure droite* se soulève.

8 h 00 — *L'étamine antérieure gauche* se soulève à son tour; à ce moment, l'anthère de l'étamine postérieure gauche entre en déhiscence.

8 h 30 — *Les deux étamines postérieures* sont dressées et en déhiscence; *les deux antérieures* sont également dressées, mais non encore en déhiscence.

9 h 15 — *Les deux antérieures* sont en déhiscence, alors que le pollen des *deux postérieures* est déjà enlevé par les insectes.

10 h 00 — Les quatre étamines sont dressées. Leurs anthères sont vidées.

17 h 00 — Les anthères sont tombées, les filets sont flasques. Le stigmate est presque à la hauteur de l'extrémité du lobe du pétale médian-antérieur.

9 août à :

8 h 00 — Le stigmate est au-dessus du lobe du pétale antérieur.

11 août :

— Le stigmate est nubile, donc abondamment pollinisé.

12 août :

— La fleur tombe.

2°) — *Fleur voisine de la précédente.*

8 août, à :

7 h 00 — *Les deux étamines postérieures* sont dressées, mais pas encore complètement droites.

7 h 45 — L'anthère de *l'étamine postérieure gauche* entre en déhiscence.

7 h 52 — *L'étamine antérieure gauche* se soulève. Donc, à ce moment, les deux étamines dressées ont déjà leurs anthères en déhiscence; *les deux étamines antérieures* ont leurs filets encore courbes.

8 h 30 — *Les deux étamines antérieures* sont dressées et droites, mais leurs anthères ne sont pas encore entrées en déhiscence.

9 h 15 — Le pollen des *deux étamines postérieures* est déjà enlevé par les insectes.

9 h 40 — L'anthère de *l'étamine antérieure gauche* s'ouvre.

10 h 00 — L'anthère de *l'étamine antérieure droite* est également en déhiscence.

10 h 20 — *Les quatre étamines* sont dressées et vidées.

17 h 00 — Les filets sont flasques et les anthères sont tombées.

Dans la suite, cette fleur se comporte comme sa voisine, son stigmate se pollinise au cours du quatrième jour, et elle tombe dès la matinée du cinquième.

Les figures 40 à 46 montrent la succession des phénomènes caractérisant l'anthèse de fleurs de *Succisa pratensis*.

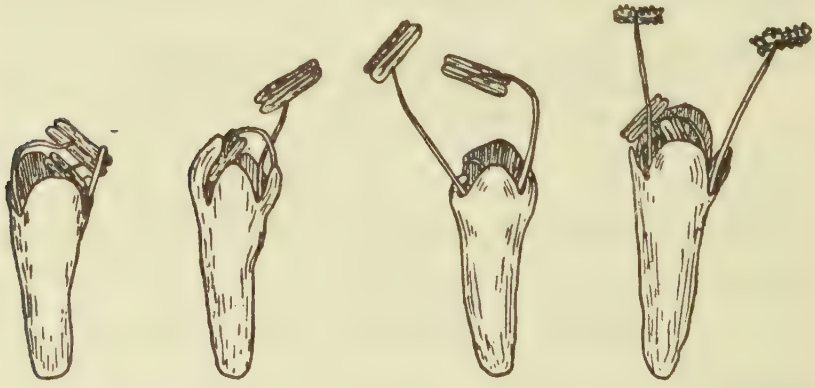
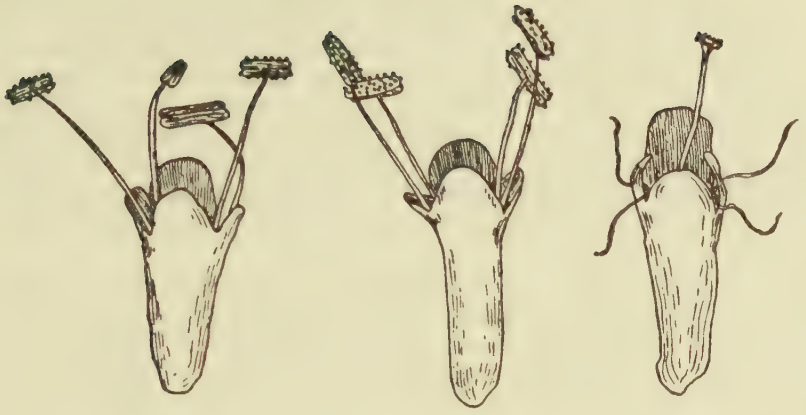


Fig. 40 41 42 43



44 45 46

Fig. 40 à 46. — *SUCCISA PRATENSIS. — Figures illustrant les principaux stades que parcourt une fleur au cours de son anthèse. — Gross.* 3 *environ.*

Les conclusions qui se dégagent de l'étude biologique de fleurs provenant de diverses régions de capitules de *Succisa pratensis*, sont les suivantes :

La durée de l'état mâle est relativement courte. — Dans le déploiement des étamines, l'ordre observé chez *Knautia arvensis* et *Knautia silvatica* est maintenu. Cependant, le déploiement se faisant d'une façon beaucoup plus rapide, cet ordre peut quelquefois être masqué. Ainsi nous avons remarqué des cas (région apicale) où les deux étamines postérieures se lèvent presque simultanément. Dans d'autres, ces deux étamines se lèvent l'une après l'autre à intervalle assez bref : 5 minutes (région moyenne) ; 8 minutes (région sous-apicale). — Dans tous les cas observés par nous, ce sont les étamines postérieures qui s'épanouissent avant les étamines antérieures : ce qui est conforme à la règle générale. — L'étude de l'épanouissement des pièces de l'androcée d'une fleur sous-apicale nous montre, tout spécialement, que la succession dans l'épanouissement obéit au même schéma que dans le cas des *Knautia* : après *l'étamine postérieure droite*, c'est *l'étamine postérieure gauche*, puis *l'étamine antérieure droite* et enfin *l'étamine antérieure gauche*. — Ce qui est particulier à cet épanouissement, c'est que les deux étamines d'une même paire se suivent de très près, alors qu'il y a un laps de temps plus grand entre l'épanouissement de la paire postérieure et celui de la paire antérieure. Ainsi, dans le cas de fleurs de la région moyenne, les deux étamines postérieures s'épanouissent à 5 minutes d'intervalle; les deux étamines antérieures se suivent de très près; mais il s'écoule 35 minutes entre les mouvements de ces deux paires. Il en est de même pour une des deux fleurs centrales que nous venons d'analyser.

Le temps nécessaire à l'épanouissement des quatre étamines d'une fleur est, dans les différents cas étudiés, de : 50 minutes, 1 heure, 1 h. 25, 1 h. 30, 2 heures. — La déhiscence qui peut se produire soit après l'épanouissement complet, soit au cours de l'épanouissement, met le pollen à la disposition des insectes. Vers 13 heures, plus généralement dans les premières heures de l'après-midi, le pollen est déjà enlevé. Le stade mâle d'une fleur dure donc, en moyenne, jusqu'au début de l'après-midi. — Nous rappelons que nous avons toujours opéré par beau temps, et que les visites des insectes étaient nombreuses.

Le stade neutre que traverse une fleur, c'est-à-dire le temps compris entre le moment où les derniers grains de pollen sont enlevés et le moment où le stigmate devient réceptif, dépend de la localisation de la fleur à la surface du capitule. Ce temps est en moyenne égal à 5 à 6 jours pour les fleurs de la zone périphérique; 5 jours pour les fleurs de la zone moyenne; 3 jours pour les fleurs apicales et 2 jours pour celles de la zone sous-moyenne. La pollinisation s'effectue abondamment, surtout vers la fin de la matinée, c'est-à-dire à un moment où il y a le maximum de pollen disponible. La fleur tombe dès le lendemain matin.

Histoire biologique de capitules de Succisa pratensis.

Nous n'avons envisagé que des capitules hermaphrodites. Les résultats obtenus sont résumés ci-dessous :

5 août :

— *Au cours de la matinée*, quelques fleurs de la périphérique s'ouvrent. Cet état de choses persiste jusqu'à la fin de la journée.

6 août :

— Examiné vers 11 h. 30, ce même capitule épanouit les fleurs de la zone périphérique, ainsi que celles de la zone moyenne située au niveau du maximum de courbure du capitule.

— A 16 h. 30 les choses en étaient encore là.

7 août :

— *Au cours de la matinée*, on constate une progression centripète ou ascendante de l'onde d'épanouissement, à partir des deux zones circulaires épanouies les jours précédents; de sorte qu'à 11 h. 30, il ne reste plus dans la zone centrale que deux fleurs non épanouies, et dans la zone sous-moyenne 2 verticilles floraux également non épanouis.

Vers 18 heures de la même journée, les deux fleurs centrales, ainsi que les fleurs des verticilles de la zone sous-moyenne, sont toujours fermées.

8 août à :

7 h 00 — Les deux fleurs centrales sont en train de s'ouvrir. De même dans la zone sous-moyenne, toutes les fleurs, sauf trois, s'épanouissent. A ce moment, aucun style ne possède déjà de stigmate nubile.

9 août :

7 h 30 — Les trois dernières fleurs du capitule s'apprêtent à éclore. A 13 heures, il ne reste plus un seul grain du pollen produit par le capitule. Tout a été définitivement enlevé par les insectes. A ce moment, pas un style ne porte de stigmate réceptif.

Au cours de l'après-midi, vers 16 heures, les fleurs des zones périphérique et moyenne, c'est-à-dire les premières épanouies, prennent une coloration légèrement différente de celles des autres zones (premiers signes de flétrissement). A ce moment, certains stigmates appartenant à des fleurs de ces deux zones commencent à se polliniser.

10 août :

— Au cours de cette journée, les stigmates de l'ensemble des fleurs deviennent réceptifs. Il semble que les stigmates des fleurs épanouies les premières sont légèrement en avance sur les autres.

11 août :

— Au cours de la matinée, on voit que les stigmates de toutes les fleurs du capitules sont abondamment pollinisés; la moyenne des grains par stigmate étant 20 à 22, le maximum observé étant 32.

12 août :

— Dès la matinée, les fleurs tombent.

La planche IV nous montre la succession des phénomènes caractérisant l'anthèse de capitules de *Succisa pratensis.*

De cette étude, qui résume la marche de l'anthèse d'un grand nombre de capitules, nous pouvons tirer les conclusions suivantes : entre le moment où la première fleur d'un capitule s'épanouit et celui où se produit la chute de la dernière fleur, il s'écoule un nombre de jours qui, pour un capitule moyen, est égal à 8. Les fleurs qui s'épanouissent les premières sont celles de la région périphérique : c'est là le cas habituel observé par nous.

Nous tenons cependant à signaler les variantes que voici : les fleurs de la zone *périphérique* et de la zone *moyenne* s'épanouissent dès le premier jour; ou bien le premier jour il n'y a que les fleur de la zone moyenne qui s'épanouissent.

A partir de ces deux zones privilégiées, deux ondes d'épanouissement se dirigent : l'une vers la région centrale ou apicale du capitule, l'autre vers la zone moyenne. La première de ces deux vagues atteint le sommet du capitule avant que la seconde ait atteint la zone moyenne : de sorte que les dernières fleurs à épanouir sont celles qui appartiennent aux verticilles sous-moyens.

Ces deux ondes en progression intermittente (elles ne se mettent en marche qu'au cours de la matinée exclusivement) à la surface d'un capitule de *Succisa pratensis*, commandent l'éclosion des fleurs et l'installation à l'intérieur de chacune d'entre elles, d un état mâle de durée réduite (quelques heures). Pour l'ensemble du capitule, ces deux mêmes ondes commandent par contre l'installation d'un état mâle de durée beaucoup plus prolongée (plusieurs jours) : état qui ne prend fin qu'avec le jour où les vagues d'épanouissement ont parcouru les régions de l'inflorescence qui leur étaient assignées.

Pour terminer, voici les insectes qui ont été signalés sur les capitules de cette espèce (MULLER, **39**, p. 371; KNUTH, **34**, 2/1 p. 63).

COLÉOPTÈRES. — *Chrysomélidés : Crepidodera ferruginea* SCOP.; *Cryptocephalus sericeus* L. *Nititulidés : Meligethes picipes* STURM; *M. viridescens* F. — DIPTÈRES. — *Bombylidés : Exoprosopa capucina* F. *Emipidés : Empis livida* L.; *Pachymeria palparis* EGG.; *Ramphomyia sp. Muscidés : Anthomyia sp.;. A. brevicornis* ZETT.; *A. radicum* L.; *Calliphora erythrocephala* MG.; *Hyctodesia incana* WIED.; *Hylemia lasciva* ZH.; *H. strigosa* F.; *Lucilia cornicina* F.; *Lucilia sp.; Musca cornicina* F.; *Mydaea sp.; Scatophaga stercoraria* MG.; *Siphona geniculata* DEG.; *Trichophticus cunctans* MG. *Syrphidés : Arctophila mussitans F.; Eristalis arbustorum* L.; *E. horticola* DEG.; *E. intricarius* L.; *E. nemorum* L.; *E. pertinax* SCOP.; *E. rupium* F.; *E. tenax* L.; *Helophilus pendulus* L.; *Melanostoma scalare* F.; *Platycheirus manicatus* MG.; *Rhingia rostrata* L.; *Sericomyia borealis* FALL.; *Sphaerophoria scripta* L.; *Syrphus balteatus* DEG.; *S. pyrastri* L.; *S. ribesii* L.; *Volucella pellucens* L.; *V. plumata* MG. — HYMÉNOPTÈRES. — *Apidés : Apis mellifica* L.; *Anthrena cetii* SCHR.; *A. convexiuscula* K.; *A. marginata* F.; *Bombus agrorum* F.; *B. arenicola* THS.; *B. derhamellus* K.; *B. hortorum* L. *var. nigricans* SCHM.; *B. lapidarius* L.; *B. lucorum* L.; *B. muscorum* F.; *B. pratorum* L.; *B. rupestris* L.; *B. scrimshiranus* KIRBY; *B. senilis* SMITH; *B. silvarum* L.; *B. terrester* L.; *B. variabilis* SCHM.; *Halictus calceatus* SCOP.; *H. cylindricus* F.; *H. leucopus* K.; *H. leucozonius* SCHR.; H. *rubicundus* CHRIST; *H. zonulus* SM.; *Psithyrus barbutellus* K.; *Ps: campestris* PZ.; *Ps. rupestris* L.; *Ps. vestalis* FOURC. — FORMICIDÉS : *Myrmica rubra* L. — LÉPIDOPTÈRES. — *Pyralidés : Botys purpuralis* L. *Noctuidés : Charaeas graminis* L.; *Luperina Haworthii* CURT.; *Plusia gamma* L. *Rhopalocères : Coenonympha pamphilus* L.; *Ephinephele janira* L.; *Lycaena icarus* ROTT.; *Pieris brassicae* L.; *P. napi* E.; *P. rapae* L.; *Polymmatus phlaeas* L.; *Vanessa atalanta* L.; *V. urticae* L. *Sphingidés : Zygaena filipendulae* L. THYSANOPTÈRES. — *Thrips sp.*

Résumé

De notre étude sur *Succisa pratensis* nous pouvons conclure :

Morphologie florale. — Les inflorescences en capitules subglobuleux de *Succisa pratensis* comportent un nombre de fleurs qui varie en fonction du sexe : 70 à 100 fleurs dans le cas de capitules hermaphrodites; 45 à 70 fleurs s'il s'agit de capitules femelles.

Les fleurs bleu-violettes, rarement blanches, mesurent 8 à 9 mm de long, elles sont toutes également zygomorphes. — L'androcée tétramère se compose d'une paire d'étamines postérieures plus longues de celles de la paire antérieure; la différence de longueur étant de l'ordre de 1 mm. Les anthères en déhiscence, de même que les stigmates réceptifs, s'étalent à 4 ou 5 mm au-dessus du niveau de la corolle : dispositif éminemment apte à faciliter et l'enlèvement du pollen et la pollinisation du stigmate.

Biologie florale. — Les fleurs de cette espèce ne s'ouvrent que le matin. — Le mouvement staminal qui, lui aussi, débute à ce moment de la journée, suit le mode successif « *type Knautia* », à cette différence près, que la succession souvent rapide des mouvements des diverses pièces staminales (50 minutes) parvient à masquer l'ordre normal du phénomène. — La déhiscence se produit tantôt pendant, tantôt après les mouvements de déploiement des étamines. Le stade mâle se poursuit généralement jusqu'au début de l'après-midi, moment où le pollen est intégralement enlevé par les insectes. — Le stade neutre que traverse une fleur est fonction de la localisation de cette dernière à la surface du capitule.

Deux ondes d'épanouissement se déplacent à la surface de l'inflorescence, l'une est originaire de la zone périphérique, l'autre de la zone moyenne.

Les stigmates deviennent réceptifs simultanément à un moment où le capitule a livré son dernier grain de pollen.

Les fleurs tombent environ vingt-quatre heures après la pollinisation.

CHAPITRE IV

Genre Cephalaria SCHRAD.

CEPHALARIA TATARICA

Les capitules qui nous ont permis d'étudier la morphologie et la biologie florale de *Cephalaria tatarica* provenaient de deux individus vivant au Jardin Botanique de la Faculté de la Pharmacie de Strasbourg. Ces plantes atteignaient une hauteur dépassant deux mètres. Chaque touffe produisit plusieurs centaines de capitules. Cette espèce, étrangère à la flore de France et à celle de l'Europe Centrale, est indigène en Russie, en Asie Boréale et en Orient. Ainsi, REHMANN dans son travail sur la végétation du littoral septentrional de la Mer Noire la signale comme espèce caractéristique des régions pontiques (41, pp. 51 et 16).

MORPHOLOGIE FLORALE

Les capitules très apparents de cette espèce s'épanouissent au milieu du mois de juin et fleurissent continuellement jusque vers la fin du mois de juillet (observation des quatre années consécutives). — Les capitules épanouis sont d'un beau jaune fleur de soufre. Vers la fin de la floraison, les fleurs situées à l'intérieur de la zone périphérique, prennent une couleur jaune sale; tandis que les fleurs périphériques fortement zygomorphes maintiennent leur couleur initiale à peu près intacte. Les capitules épanouis ont un diamètre qui varie suivant qu'ils sont portés par un pédoncule terminal ou un pédoncule latéral. Dans le premier cas, le diamètre est de 5,5 à 6 cm, alors que dans le dernier il n'est que de 4,5 à 5 cm. Le nombre des fleurs portées par les capitules subit ce même genre de variation: sur les capitules terminaux plus grands, nous avons pu compter un nombre de fleurs oscillant entre 150 et 167; les capitules latéraux portent un nombre de fleurs sensiblement plus bas: 123 à 134.

La forme du capitule change au cours de l'anthèse : au premier stade de l'épanouissement, alors que les fleurs de la zone

périphérique seules sont ouvertes, ces fleurs périphériques ont une orientation sensiblement horizontale (pl. III). Le disque interne, constitué par l'ensemble des fleurs non encore écloses, forme un petit massif cunéiforme plus ou moins aplati, mesurant en moyenne 2 à 2,4 cm de base et 1 cm de haut (pl. III). — Plusieurs jours après, quand toutes les fleurs de l'inflorescence se sont épanouies et qu'elles persistent encore à la surface de ce capitule, ce dernier se présente sous un aspect quelque peu différent: Le disque interne constitué par des fleurs épanouies, d'une touche légèrement brunâtre, est fortement bombé; son diamètre basale est de 3 cm, alors que sa hauteur est voisine de 2 cm. Ce développement de la partie interne de l'inflorescence provoque un changement dans la direction des fleurs périphériques: primitivement orientées dans un plan horizontal, elles se dirigent ensuite vers le bas (pl. III).

Chaque capitule est constitué par un réceptacle portant des bractées à l'aiselle desquelles s'insèrent les fleurs. L'ensemble est entouré à la base par les bractées qui forment l'involucre. Nous allons examiner rapidement ces différents éléments constitutifs d'un capitule de *Cephalaria tatarica.*

L'axe réceptaculaire fait suite au pédoncule floral. Il est globuleux ou très légèrement ovale, et il n'est guère plus volumineux dans le cas où les fleurs sont encore à l'état de boutons que dans le cas où elles sont en train de tomber. Dans les deux cas ce renflement terminal du pédoncule mesure 5 mm de haut sur 4 mm de large. Intérieurement, il est comblé par un tissu médullaire ferme, dont la couleur blanche, sur une coupe fraîche, passe au brun sale à l'air libre. On y remarque de grosses mâcles d'oxalate de chaux.

Les bractées de l'involucre et les bractées-mères des fleurs. — Les bractées les plus voisines de l'axe pédonculaire sont de forme nettement triangulaire à base large (5 à 6 mm). Les autres, plus internes, se présentent sous la forme d'écailles avec une partie recouverte et une partie libre La surface externe des bractées triangulaires ainsi que la face libre des bractées en écaille sont d'un noir terne. Elles sont, de plus, recouvertes d'un revêtement pileux formé par des poils tecteurs unicellulaires très longs: ce qui donne à cette surface un aspect grisâtre. La partie recouverte est dépigmentée et lisse; la partie interne est brillante, noire dans le segment supérieur et incolore dans la moitié inférieure. Nous avons pu observer que les bractées, même les plus proches de l'axe pédonculaire (les plus externes), peuvent, très souvent, produire des fleurs à leur aiselle. Or, comme ces bractées sont fortement serrées les unes contre les autres, le tube corollin de ces fleurs sera fortement comprimé et aplati dans le sens tangentiel. Pour peu qu'on s'éloigne de la région pédonculaire vers la surface réceptaculaire, les bractées changent de forme: elles diminuent de largeur en de-

venant plus pointues; la nervure médiane forme une arête, limitant ainsi deux parties latérales membraneuses qui protègent les parties basales de la fleur. Dans la région centrale, ces organes ne mesurent plus que 7 à 8 mm de long sur 3 à 4 mm de large, et sont d'une résistance beaucoup moindre. — Donc, ce qu'il y a de particulier dans ces organes, c'est la transformation progressive d'éléments périphériques larges et résistants en éléments minces papyracés; ce qui vient confirmer les vues de COULTER (6, p. 17), qui veut que les bractées ne soient que des modifications des bractées involucrales.

Les fleurs. — L'aspect très apparent des capitules est dû non seulement à la couleur, mais aussi à la forme des fleurs : les dimensions de ces dernières diminuent de la périphérie vers le centre, en même temps que, de zygomorphes, elles tendent à devenir actinomorphes. L'étude des données numériques suivantes fera comprendre cet état de choses.

	Longueur des fleurs (en mm)	*Degré de zygomorphisme des fleurs (en mm)*
Fleurs de la zone		
périphérique	17,5 à 20	5 à 1
sub-périphérique.	10 à 15	1 à 2
moyenne	7 à 7,5	0,5 à 1
centrale	6 à 7	0,5

De l'étude comparée de ces chiffres se dégage, non seulement une forte différence morphologique entre une fleur périphérique et une fleur centrale (fig. 52 et 53), mais encore l'existence d'un passage brusque des fleurs périphériques hautement zygomorphes vers les fleurs du disque qui sont toutes très voisines de l'actinomorphisme. La zone sub-périphérique peut être regardée comme une véritable zone de transition. — GÜNTHART (18, p. 235) a observé des capitules de *Cephalaria tatarica* portant, au niveau de la zone II, des fleurs moins zygomorphes que les fleurs centrales. Cette zone, qui est caractérisée par un retard dans l'épanouissement, doit correspondre à celle qui précède notre zone moyenne et que nous dénommons zone sous-moyenne. Au cours de nos mensurations, nous n'avons jamais pu confirmer cette observation. L'auteur fait d'ailleurs remarquer que cette particularité ne s'étendait pas à la majorité des capitules examinés par lui.

Les capitules épanouis ont un aspect très rayonnant à cause du zygomorphisme accentué des fleurs périphériques (au nombre de 25 en moyenne). En effet, le lobe du pétale antérieur se présente

sous la forme d'une lamelle colorée d'environ 18 mm de long sur 6 mm de large.

L'androcée est formé par quatre étamines dont les filets épanouis mesurent 10 à 11 mm, élevant ainsi les anthères mûres à 5 ou 6 mm au-dessus du niveau de la corolle. La paire d'étamines antérieures est de longueur légèrement plus réduite que celle de la paire postérieure. Les anthères ont une longueur moyenne comprise entre 3 et 4 mm sur une largeur de 1 à 1,5 mm. Leur couleur est celle de la corolle. La ligne de déhiscence est indiquée par un trait longitudinal foncé au milieu de chaque loge. Le filet s'insère sur la partie dorsale de l'anthère, mais non en son milieu. Donc, *l'insertion, tout en étant dorsifixe, n'est pas médifixe*. De plus, d'un côté du point d'insertion du filet, les deux loges sont entièrement libres entre elles, tandis que, du côté opposé à ce même point, elles sont soudées sur toute leur longueur. Les anthères en déhiscence se placent horizontalement ou plus souvent obliquement par rapport au filet. Les surfaces pollinifères sont ainsi dirigées vers le haut et à la disposition des insectes.

Les styles à stigmates nubiles mesurent 14 mm de long chez les fleurs centrales et jusqu'à 20 mm chez les fleurs périphériques. Cet organe a été longuement décrit par GUÉGUEN (17, pp. 300 à 302). D'après cet auteur, le style *est surmonté d'un stigmate, formé d'une seule branche située dans son prolongement, et dont l'extrémité est un peu recourbée vers l'extérieur*. Le même auteur cite également des stigmates qui portent *latéralement, une seconde branche divergente très courte*. Nous confirmons l'observation de GUÉGUEN, en faisant remarquer toutefois que la deuxième branche stigmatique a été maintes fois observée par nous comme étant de taille et de forme égale à la branche principale, et qu'elle se trouvait à la même hauteur que cette dernière, ce qui donne au stigmate un aspect bilobé très caractéristique (fig. 53 et 54).

Anomalies. — Les capitules de *Cephalaria tatarica* que nous avons eu l'occasion d'étudier, étaient également caractérisés par le très grand nombre de formes aberrantes par rapport au plan normal que nous venons de décrire. Ainsi, nous avons rencontré: des fleurs à 5 pétales et 5 étamines, des fleurs à 3 pétales et 3 étamines, des fleurs à 4 pétales et 3 étamines et des fleurs à 3 pétales et 3 étamines. Dans un cas, nous avons constaté la fusion des deux étamines postérieures: le filet très épais portait deux anthères accolées en V. — De plus, nous avons pu constater la présence d'une fleur périphérique à 6 pétales. Les fleurs à 4 étamines et à 5 pétales résultant de la division du pétale postérieur, sont loin d'être rares. Nous avons également observé une fleur périphérique dont une des quatre étamines portait une loge d'anthère transformée en lame pétaloïde. — Signalons aussi l'existence de styles à 3 branches stig-

matiques. Enfin, pour terminer, nous signalons l'existence de fleurs unisexuées mâles (**28**, p. 69).

Au cours de nos recherches, effectuées en 1935 et 1936 sur les deux individus vivant au Jardin Botanique de la Faculté de Strasbourg, nous avons rencontré, à plusieurs reprises, des capitules dont certaines fleurs périphériques possédaient un androcée normal, mais dont le style était tantôt inexistant, tantôt réduit à un organe rudimentaire de 2 à 3 mm de long (Andromonoecie).

BIOLOGIE FLORALE

Histoire biologique de fleurs de Cephalaria tatarica considérées individuellement

Dans cette étude, nous examinerons les divers états par lesquels passe une fleur de *Cephalaria tatarica*, depuis le moment de son épanouissement jusqu'au moment de sa chute. Nous noterons spécialement: le mode d'épanouissement des étamines, la durée respective des stades mâle et femelle que la fleur doit traverser, la longueur du temps séparant ces deux états sexuels, et le temps de séjour d'une fleur épanouie à la surface d'un capitule. Une étude comparée entre fleurs périphériques et fleurs centrales fera ressortir les différences de comportement de ces deux catégories d'organes.

Fleurs de la région périphérique

22 juillet à

11 h 00 — Les pétales d'une fleur périphérique sont écartés. Les crosses formées par les filets des étamines sont saillantes.

11 h 05 — *L'étamine postérieure droite* s'épanouit; elle entre en déhiscence à 11 h. 40.

11 h 07 — *L'étamine antérieure droite* se lève; ses loges s'ouvrent à 11 h. 20.

11 h 10 — *L'étamine antérieure gauche* se dresse.

11 h 20 — *L'étamine postérieure gauche* s'épanouit à son tour. Deux heures après le déploiement de la dernière étamine, le pollen est enlevé.

22 juillet à

9 h 58 — Les crosses des *deux étamines postérieures* sont très saillantes.

10 h 00 — *L'étamine postérieure droite* s'épanouit.

10 h 10 — *L'étamine postérieure gauche* se lève.

10 h 16 — *L'étamine antérieure droite* se redresse.

10 h 30 — *L'étamine antérieure gauche*, à son tour, se déploie. Le mode d'épanouissement, observé dans ce cas particulier, répond au « *type Knautia* ».

22 juillet à

10 h 00 — *Les deux étamines postérieures* s'épanouissent presque simultanément.

10 h 50 — *L'étamine antérieure gauche* se lève.

10 h 55 — *L'étamine antérieure droite* se dresse.

22 juillet à

10 h 40 — *Les deux étamines postérieures* se lèvent en même temps.

11 h 00 — *L'étamine antérieure droite* se lève.

11 h 50 — *L'étamine antérieure gauche* se dresse.

22 juillet à

15 h 28 — *L'étamine postérieure gauche* se dresse.

16 h 43 — *L'étamine postérieure droite* se lève.

17 h 30 — *L'étamine antérieure droite* s'épanouit.
La quatrième étamine fait complètement défaut dans cette fleur périphérique.

Fleurs de la région sub-périphérique

22 juillet à

9 h 30 — *L'étamine postérieure droite* s'épanouit.

10 h 00 — *Les étamines postérieure gauche* et *antérieure droite* se dressent simultanément: l'une entraînant l'autre par action sur le filet.

10 h 06 — *L'étamine antérieure gauche* se lève.

Fleurs de la région moyenne

22 juillet à

15 h 40 — *L'étamine postérieure gauche* s'épanouit.

16 h 20 — *Les étamines antérieure gauche* et *postérieure droite* se lèvent simultanément.

16 h 35 — Epanouissement de l'*étamine antérieure droite*.

22 juillet à

15 h 20 — *L'étamine postérieure gauche* s'épanouit.

16 h 00 — Epanouissement de l'*étamine antérieure gauche.*

18 h 00 — *L'étamine postérieure droite* se lève.

Cette fleur ne comportait, elle aussi, que trois étamines.

22 juillet à

14 h 58 — *L'étamine antérieure gauche* s'épanouit. Elle entre en déhiscence à 15 h. 05.

15 h 45 — *L'étamine postérieure droite* se lève.

16 h 26 — Epanouissement de l'*étamine antérieure droite.* La quatrième étamine, bien que présente, ne se lève pas. Jusqu'au moment de la chute de la corolle, elle est restée incluse et au fond de la corolle.

Fleurs de la région centrale

22 juillet à

9 h 10 — *Les quatre étamines* s'étalent brusquement et simultanément.

Cette observation a été répétée sur un grand nombre de fleurs centrales.

De l'ensemble de ces constatations, il ressort que le temps nécessaire au déploiement des étamines d'une fleur de *Cephalaria tatarica*, peut varier entre 15 minutes et 2 heures 40. Ce temps peut même être plus court encore, comme dans le cas des fleurs centrales dont les pièces de l'androcée s'étalent très souvent, *brusquement.* Les valeurs intermédiaires qui purent être constatées sont : 30 min., 35 min., 55 min., 1 h. 10, 1 h. 30, 2 heures. Il n'y a donc rien qui ressemble aux 45 minutes *régulièrement* observées dans les espèces *Knautia silvatica* et *Knautia arvensis.* — La succession dans l'épanouissement des étamines ne semble pas non plus obéir à une loi aussi stricte que chez les deux espèces précédentes. En effet, les modalités les plus diverses s'observent. Toutefois, dans l'ensemble des cas, c'est presque toujours une des étamines postérieures qui donne le signal de l'épanouissement. Mais il est très rare de constater qu'elle se lève seule; souvent elle entraîne dans sa marche vers l'extérieur une ou deux autres étamines (fig. 49) : ce qui s'explique par la disposition souvent entre-croisée des filets dans le bouton floral. Il en résulte que l'épanouissement des étamines est tantôt instantané, brusque (fleurs centrales), tantôt pra-

tiquement simultané (cas le plus général). Très rarement le mode d'épanouissement est régulièrement successif. Par conséquent, la modalité de l'épanouissement, ainsi que le temps nécessaire à ce phénomène, sont très sujets à variation.

Quel est le temps de séjour d'une fleur épanouie de *Cephalaria tatarica* à la surface d'un capitule? — Quels sont les divers stades par lesquels elle doit passer? — Nous nous efforçons de répondre à ces questions, en étudiant comparativement des fleurs périphériques et des fleurs centrales.

Etude de fleurs périphériques

23 juin

7 h 45 — Les lobes des pétales de la fleur commencent à s'écarter.

8 h 25 — Les pétales suffisamment écartés permettent d'entrevoir les filets des étamines encore courbés en crosse.

9 h 00 — Trois étamines sur quatre sont fortement soulevées; la quatrième est encore incluse dans le tube. A ce moment, il arrive fréquemment que les filets se croisent et se gênent mutuellement (fig 49).

9 h 20 — Trois étamines, à savoir: *les deux postérieures* et *une antérieure* sont épanouies, bien que leurs filets soient encore plus ou moins courbés; la quatrième est encore incluse.

9 h 45 — Les quatre étamines sont dressées; la déhiscence commence et s'étend aux quatre anthères.

9 h 45 à 13 h 45 — La fleur est fortement visitée par les insectes; elle livre son pollen à ces derniers; à 13 h. 45 tout le pollen est enlevé.

14 h 45 — Les filets commencent à se flétrir; les anthères vides se recroquevillent sur elles-mêmes.

15 h 00 — Les filets continuent à perdre leur turgescence.

17 h 00 — Les deux anthères antérieures tombent.
Au moment où la fleur s'épanouit, son style avait une longueur de 7 mm.

24 juin

8 h 00 — Les filets sont flétris. Les deux anthères postérieures tombent à leur tour.

18 h 10 — Le style atteint 11 mm. Son stigmate n'est pas encore réceptif.

25 juin

8 h 15 — La corolle est toujours dans le même état avec les quatre filets flétris. Le stigmate n'est pas encore nubile.

15 h 30 — Les états de choses n'ont pas changé.

26 juin

15 h 00 — Le style mesure 12 à 13 mm de long; les deux lobes stigmatiques sont encore accolés l'un à l'autre; donc pas encore réceptifs.

27 juin

16 h 00 — L'état de la corolle ne s'est pas modifié. A ce moment, le style non encore pollinisé, mesure 13 à 14 mm.

28 juin

8 h 00 — Les lobes stigmatiques commencent à s'écarter. Le style mesure à ce moment 15 à 16 mm; il n'y a pas encore de pollen sur le stigmate.

29 juin

8 h 00 — Le stigmate nubile commence à être pollinisé.

11 h 30 — Le stigmate est abondamment pollinisé.

16 h 00 — Le stigmate est saupoudré de grains de pollen.

30 juin

8 h 00 — La fleur vient de tomber.

ETUDE DE FLEURS CENTRALES

24 juin

8 h 00 — Les filets des étamines, encore courbés en crosses, écartent les lobes des pétales.

9 h 00 — Les anthères sont sorties à moitié de la corolle; les filets sont encore contournés en crosse.

9 h 10 — Les quatre étamines se déploient *brusquement;* l'extrémité du stigmate se trouve à la hauteur de l'extrémité des lobes corollins.

10 h 00 — Les quatre étamines sont dressées aux quatre échancrures de la corolle.

10 h 40 — Déhiscence des anthères.

18 h 00 — Les anthères sont tombées; les filets sont plus ou moins flétris; le stigmate dépasse légèrement le niveau de la corolle, mais il n'est pas encore pollinisable.

25 juin

8 h 15 — Les filets sont flétris, le style mesure 12 mm; son stigmate n'est pas encore réceptif.

15 h 30 — Le stigmate commence à se couvrir de grains de pollen.

17 h 30 — La pollinisation du stigmate se poursuit.

26 juin

8 h 00 — Le stigmate est abondamment pollinisé; le style mesure 12 à 13 mm.

15 h 00 — La fleur vient de tomber.

Les figures 47 à 54 nous renseignent sur les diverses étapes que traversent les fleurs de *Cephalaria tatarica* au cours de leur anthèse.

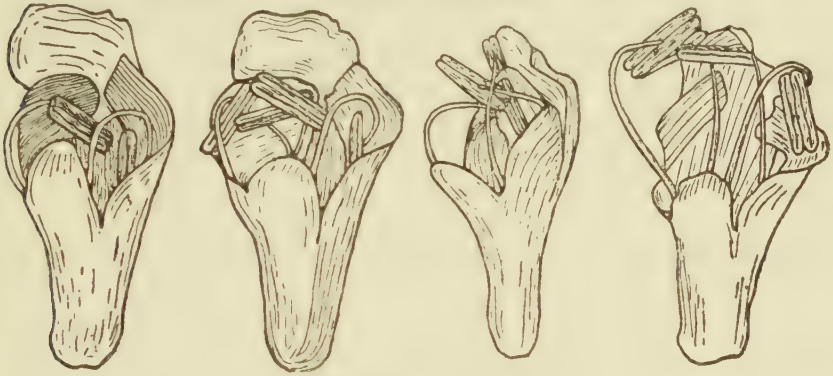


Fig. 47 48 49 50

51 52 53 54

Fig. 47 à 54. — *CEPHALARIA TATARICA. — Figures illustrant les principaux stades que parcourt une fleur au cours de son anthèse. 47 à 52, fleurs périphériques; 53, fleur centrale; 54, fleur sub-périphérique. — Gross. 3 environ.*

De cette étude comparative, il ressort que, si la durée des états mâle et femelle est du même ordre de grandeur chez ces deux catégories de fleurs, elles se comportent différemment en ce qui concerne la durée de leur présence à la surface des capitules. Ainsi, une fleur périphérique épanouie, persiste sept jours à la surface de ce capitule; une fleur centrale persiste seulement deux jours: elle tombe au cours du troisième jour. De plus, il s'écoule un temps beaucoup plus long entre le stade mâle et le stade femelle, chez une fleur périphérique que chez une fleur centrale. Cet espace de temps où la fleur est neutre, est en moyenne de quatre jours pour les premières et de vingt-quatre heures seulement pour secondes. Pendant ce temps l'appareil floral périphérique très apparent, a comme rôle celui d'attirer les insectes. Ce rôle de simple apparât devient d'autant plus manifeste, que, le pistil ayant quelquefois avorté (p. 128), ces fleurs périphériques sont dès l'origine vouées à la stérilité. Mais ces fleurs unisexuées mâles persistent néanmoins tout aussi longtemps (sept jours) à la surface du capitule, que celles qui ont leur gynécée construit normalement.

Histoire biologique de capitules de Cephalaria tatarica

Dans ce chapitre, nous nous occuperons des différentes étapes que doit traverser, non plus une fleur considérée isolément, mais l'ensemble de toutes les fleurs réunies sur un même réceptacle. Les mêmes questions qui se sont posées auparavant, à propos de la biologie d'une fleur isolée, se posent maintenant pour un capitule. En effet, nous tâcherons de mettre en évidence les différents stades que traverse une de ces inflorescences. Depuis le moment où la première fleur s'épanouit, jusqu'au moment de la chute de la dernière, nous étudierons spécialement la progression de l'onde d'épanouissement à la surface du capitule en fonction du temps, ainsi que l'évolution des phénomènes sexuels au cours de cette anthèse.

A cet effet, nous avons observé des capitules de *Cephalaria tatarica* en voie d'épanouissement, et noté au fur et à mesure les phénomènes qu'on y remarque. (Les figures de la planche III illustrent la marche des phénomènes.)

23 juin

7 h 45 — Toutes les fleurs du capitule sont encore fermées. Celles de la périphérie, très avancées, sont prêtes à l'épanouissement.

11 h 30 — Les fleurs périphériques se déploient. A la fin de la journée, toutes les fleurs de la zone externe ne sont pas encore épanouies.

24 juin

8 h 00 — La zone périphérique continue à se déployer, pendant que l'onde passe déjà à la zone sub-périphérique.

25 juin

8 h 15 — Les dernières fleurs de la région sub-périphérique s'épanouissent. A ce moment, les tyles des fleurs périphériques mesurent 10 mm.

15 h 30 — La zone moyenne s'épanouit.

26 juin

8 h 00 — La zone moyenne a épanoui toutes ses fleurs.

15 h 00 — A partir des zones périphérique et moyenne deux ondes se dirigent vers l'intérieur. A ce moment, les styles des fleurs périphériques à stigmates non réceptifs, mesurent 12 à 13 mm. Les fleurs de la zone moyenne qui se sont épanouies dans la matinée, ont leurs stigmates, non nubiles, déjà à la hauteur de l'extrémité du lobe corollin antérieur.

27 juin

8 h 00 — Progression centripète des deux ondes : l'onde partie des régions externes a franchi les autres zones, sauf un cercle floral précédant la zone moyenne (zone sous-moyenne). A ce moment, l'onde partie de la zone moyenne n'a plus devant elle qu'un groupe central de fleurs fermées ayant 3 cm de diamètre. Les fleurs périphériques possèdent à ce moment des styles de 12 à 13 mm de long. Dans les régions situées à l'intérieur de la zone sub-périphérique, les styles sont à la hauteur de l'extrémité du lobe du pétale antérieur. Le stigmate commence à écarter ses deux lobes; les fleurs les plus avancées de l'onde se comportent de même.

16 h 00 — Il reste encore à épanouir quelques fleurs de la région sous-moyenne, ainsi que des fleurs de l'îlot central qui n'a plus qu'environ 0,6 cm de diamètre. Aucun stigmate n'est encore réceptif.

28 juin

8 h 00 — Il ne reste plus qu'une fleur centrale à épanouir. A ce moment, les styles périphériques bifurqués mesurent 15

à 16 mm; ceux des régions moyenne et sous-moyenne 10 mm. Là aussi, les lobes stigmatiques sont déjà étalés. Les fleurs centrales ont un style à lobes bifurqués mesurant 9 mm. Aucun de ces stigmates n'est réceptif.

29 juin

8 h 00 — Toutes les fleurs étant épanouies, les stigmates des fleurs périphérique et moyenne commencent à être pollinisés faiblement. Les stigmates des fleurs centrales sont légèrement en retard sur les précédents.

11 h 30 — Tous les stigmates sont fortement pollinisés.

30 juin — Chute des fleurs — Ce sont les fleurs périphériques qui tombent les premières. Ensuite ce sont celles des régions comprises entre la périphérie et le centre qui se détachent. En dernier lieu, il ne reste plus à la surface du capitule qu'une petite houppe de fleurs centrales qui ne tardent pas à tomber à leur tour.

De cette étude, il ressort que l'anthèse d'un capitule de *Cephalaria tatarica* demande un ensemble de huit jours. Les deux vagues d'épanouissement, parties de la zone périphérique et de la zone moyenne, constituent autant de vagues mâles parcourant la surface du capitule en direction centripète. Nous savons que l'état mâle d'une fleur est de très courte durée. Pour la même raison, les états mâles provoqués par les ondes d'épanouissement sont également de durée réduite. Il en résulte qu'après le passage de l'onde d'épanouissement une zone florale passe par un état neutre qui sera de durée d'autant plus longue que la vague y aura passé plus tôt. Cet état neutre dure donc plus longtemps pour les fleurs périphériques et moyennes, que pour les fleurs sous-moyennes et centrales. — L'état femelle ne s'installe que vers la fin de l'anthèse, au cours de l'avant-dernier jour. L'installation de cet état femelle, si elle ne se fait pas d'une façon simultanée pour l'ensemble des fleurs du capitule, débute par la zone périphérique, et de là s'étend rapidement vers les fleurs centrales.

Ce comportement s'est vérifié sur d'autres capitules examinés à un moment voisin (fin juin, début juillet). — Cependant, vers la fin du mois de juillet, c'est-à-dire à un moment où le déclin de la floraison était proche, nous avons remarqué des capitules qui, tout en suivant globalement la même marche au cours de l'anthèse, s'en écartaient néanmoins par certaines particularités assez importantes. Aussi, passons-nous à l'étude de ces capitules.

CAPITULES DE CEPHALARIA TATARICA,
ÉTUDIÉS A LA FIN DU MOIS DE JUILLET

25 juillet — *Au cours de la matinée* les fleurs périphériques commencent à s'épanouir.

26 juillet

8 h 45 — L'épanouissement de la zone périphérique se complète en même temps que les fleurs sub-périphériques éclosent.

15 h 15 — La région moyenne commence à s'épanouir.

27 juillet — Progression centripète de l'onde d'épanouissement à partir des deux zones privilégiées.

28 juillet — La région sub-moyenne s'épanouit.

29 juillet

9 h 00 — La région centrale reste seule à épanouir.

19 h 00 — La région centrale n'est pas encore complètement épanouie, alors que les styles des régions périphérique et sub-périphérique ont leurs stigmates déjà couverts de pollen.

30 juillet — *Au cours de la matinée*, les dernières fleurs centrales s'épanouissent. Les stigmates des fleurs périphériques et sub-périphériques seules sont abondamment pollinisés.

31 juillet — *Au cours de l'après-midi*, les stigmates des fleurs centrales deviennent réceptifs, les fleurs périphériques tombent.

1^er^ août — A la surface du capitule on ne voit plus que les fleurs des régions moyenne et centrale.

Si nous comparons entre eux les phénomènes présentés par ces deux catégories de capitules, nous apercevons qu'il y en a de communs et de différents. Dans les deux cas la durée de l'anthèse est la même. La modalité de la succession et de la propagation des ondes d'épanouissement y sont semblables. Ce qui diffère, c'est le moment de l'installation de l'état femelle chez les fleurs périphériques et sub-périphériques. En effet, pour les capitules examinés fin juin, les stigmates des fleurs périphériques, sub-périphériques, moyennes et centrales deviennent, successivement, réceptifs au cours de la matinée du septième jour: la journée du huitième étant déjà caractérisée par la chute des fleurs. — Dans le cas des capitules étudiés fin juillet, les stigmates des fleurs périphériques et sub-périphériques se couvrent de pollen dès l'après-midi du cinquième jour. Or, à ce moment, il reste encore un petit massif de fleurs centrales à épanouir: les dernières fleurs centrales ne s'ouvrant qu'au début du sixième jour. Donc, la différence essentielle

résidant entre ces deux catégories de capitules est que, chez les premiers, les états sexuels mâle et femelle sont nettement séparés l'un de l'autre; alors que, dans la deuxième catégorie, ces deux états, pendant un certain temps du moins, chevauchent l'un sur l'autre. — Le premier cas est analogue à ce que nous avons observé chez *Knautia silvatica* et *Knautia arvernis*. Au moment de la réceptivité des stigmates, tous les grains de pollen produits par l'ensemble des fleurs du capitule sont déjà partis ailleurs, emportés par les insectes; ces capitules de *Cephalaria tatarica* sont donc unisexués dans le temps. — Dans la deuxième catégorie de capitules, les stigmates périphériques et subpériphériques deviennent réceptifs à un moment où les fleurs centrales sont encore en voie d'épanouissement, la pollinisation gitonogamique intra-capitulaire devient possible.

Dans l'étude biologique des capitules de *Cephalaria tatarica* entreprise par Günthart au début de juillet 1901, au Jardin Botanique de Zurich, l'auteur donne un graphique dans lequel il n'y a jamais, pour les diverses régions du capitule, superposition des stades mâle et femelle: ce que nos observations confirment en ce qui concerne les capitules étudiés fin juin. L'auteur n'a pas répété cette étude à la fin du mois de juillet.

Résumé

Nos acquisitions concernant la *Morphologie* et la *Biologie Florale* de *Cephalaria tatarica* peuvent se résumer comme suit:

Morphologie florale. — Les capitules jaune fleur de soufre de *Cephalaria tatarica* comprennent un ensemble de 150 à 170 fleurs, celles de la périphérie étant fortement zygomorphes grâce surtout au développement exagéré du lobe du pétale médian antérieur. Les fleurs de la région internes du disque sont subactinomorphes. — Il en résulte un appareil vexillaire hautement différencié.

Les quatre pièces de l'androcée comprennent chacune un filet de 10 à 11 mm de long, élevant ainsi les anthères en déhiscence à 5 ou 6 mm au-dessus du niveau de la corolle; dispositif éminemment propice à livrer le pollen aux insectes visiteurs.

Les styles à stigmates réceptifs atteignent une longueur de 14 mm chez les fleurs centrales et jusqu'à 20 mm pour celles de la périphérie. — Le style porte un stigmate uni - ou bilobé, les deux lobes pouvant être de taille égale ou différente.

Biologie florale. — L'épanouissement des fleurs, pas plus que le mouvement staminal, ne sont liés à un moment donné de la journée.

Le temps nécessaire au déploiement des étamines d'une fleur de *Cephalaria tatarica* est variable: il oscille, pour les cas observés entre trente minutes et une heure trente. Dans les fleurs de la région centrale du disque, les étamines s'étalent le plus souvent *brusquement* et *simultanément*. Le mode successif classique « *type Knautia* » s'observe rarement. Habituellement c'est la paire d'étamines postérieure qui donne le signal du mouvement, mais à partir de ce moment de nombreuses irrégularités s'observent à cause de la position entremêlée des filets dans le bouton floral entraînant mécaniquement d'autres étamines. — Le stade mâle est de durée réduite, le pollen étant rapidement enlevé par les insectes.

Le stade femelle, lui aussi, est de durée réduite: la fleur tombe environ vingt-quatre heures après la réceptivité du stigmate. — La durée du stade neutre qui sépare ces deux états sexuels est fonction de la localisation de la fleur à la surface du réceptacle: elle est de quatre jours pour les fleurs de la périphérie et de vingt-quatre heures seulement pour celles du centre.

Les fleurs d'un capitule de *Cephalaria tatarica* s'épanouissent grâce à l'action de deux vagues parties, l'une de la zone périphérique et l'autre de la zone moyenne. Elles parcourent le capitule dans le sens centripète: la durée du parcours étant en moyenne de huit jours.

Deux catégories de capitules sont à envisager: ceux pour lesquels l'état femelle ne s'installe qu'au moment où toutes les fleurs ont déjà parcouru l'état mâle; ceux pour lesquels l'état femelle s'installe à un moment où les ondes d'épanouissement ne sont pas encore arrivées à leurs termes. — Les premiers ont été observés fin juin, début juillet, les secondes seulement vers la fin du mois de juillet.

CHAPITRE V

Genre Morina L.

Nous avons examiné *Morina longifolia*. Cette espèce n'est pas encore étudiée au point de vue de sa biologie florale, du moins à notre connaissance. Il existe, par contre, un mémoire de HILDEBRAND sur *Morina elegans* (25). L'auteur constate un développement simultané du stigmate et des anthères: ce qui correspond à des fleurs homogames. Mais ces deux organes sont, l'un par rapport à l'autre, dans une disposition telle que l'autogamie est exclue. Or, ce qui rend ces fleurs très intéressantes, c'est qu'en l'absence d'insectes, l'autogamie a lieu par suite d'une courbure du style amenant le stigmate au contact des anthères.

Les fleurs de *Morina persica L.* étudiées par KERNER (32), sont caractérisées par une dichogamie protogynique. La maturité du stigmate précède celle des étamines d'une demi-heure: en effet, dès que la corolle s'est épanouie le stigmate tuméfié et nubile devient visible. A ce moment les deux anthères sont encore fermées.

Nous avons observé un pied de *Morina longifolia* au Jardin de la Faculté de Pharmacie. Ce pied est caractérisé par des feuilles vertes, brillantes, fortement épineuses et verticillées par trois. — A partir du 4 juin 1936, l'axe de l'inflorescence commence à s'allonger visiblement. Les fleurs en boutons du verticille inférieur prennent une coloration vert-jaune. Dès le 6 juin, l'inflorescence continuant à s'allonger, certaines fleurs du verticille *inférieur* sont prêtes à l'épanouisement. A l'aisselle des feuilles supérieures les fleurs sont disposées en glomérules qui sont des cymes bipares contractées, à la façon de celles des Labiées (VAN TIEGHEM, 50, p. 191). A ce moment, nous avons remarqué que toutes les fleurs d'un même verticille n'étaient pas au même stade de développement: certaines d'entre elles seulement étaient très avancées alors que d'autres étaient en retard. Les fleurs les plus développées se sont épanouies dans l'après-midi du 7 juin. Dès le 8 juin, trois autres verticilles consécutifs portent des fleurs écloses. A ce mo-

ment, nous avons pu faire l'observation suivante, quant à la disposition de ces différentes fleurs. Dans chaque verticille, au début de l'épanouissement, trois fleurs éclosent simultanément. Chacune de ces trois fleurs fait avec sa voisine un angle de 120°. Les trois fleurs du verticille suivant sont placées de telle sorte, qu'elles occupent les bissectrices des trois angles de 120° séparant les trois fleurs verticille inférieur. Celles du troisième verticille, également au nombre de trois, se trouvent de nouveau sur la même génératrice que celles du premier. Il est à remarquer que ces trois fleurs initiales d'un verticille, se trouvent chacune en face de la nervure médiane des trois feuilles verticillées, à l'aisselle desquelles vont s'épanouir les autres fleurs de chaque « *glomérule* ». Il en ressort que chaque verticille est formé par trois groupes de « *glomérules* » indépendants naissant à l'aisselle des trois feuilles-mères.

Il serait intéressant de confirmer cette manière de voir sur des individus possédant des feuilles verticillées par quatre, comme celui signalé par Van Tieghem (p. 191). — Les fleurs qui vont s'épanouir ensuite seront au nombre de deux par « *glomérule* », c'est-à-dire six par verticille: ces deux fleurs flanquant symétriquement la première épanouie. Cette symétrie dans l'éclosion est maintenue pour les autres fleurs pouvant apparaître encore dans un même «*glomérule* ». Les différents verticilles continuent ainsi leur éclosion de bas en haut. La vague d'épanouissement atteint le sommet ou dernier verticille (l'axe de l'inflorescence ayant à ce moment une longueur de 40 cm) le 19 juin, c'est-à-dire après un délai de 12 jours. La partie apicale ou sommet de cette inflorescence est encore constituée par trois fleurs accolées suivant la longueur de leur tube corollin. Les trois corolles épanouies sont dirigées dans trois directions, faisant encore entre elles un angle de 120°.

Au moment où les pétales des fleurs s'écartent, les anthères brun-rouges sont le plus souvent en déhiscence. Nous avons constaté, à plusieurs reprises, que l'une ou l'autre des étamines de la paire avortée peut également être déhiscente et produire un pollen brun-rosé pulvérulent comme les anthères de la paire normale. Pendant que se produit ce phénomène, le stigmate humide est déjà nubile; il y a donc *homogamie* comme Hildebrand l'a déjà vu pour *Morina elegans*. A ce moment, le style est rigoureusement droit, quelquefois même un peu rejeté en arrière. Sans l'intervention d'insectes, il ne peut donc y avoir fécondation dans cet état de choses. Or, étant donné que la longueur du tube corollin est de 3,5 cm, il n'y a que les insectes à trompe longue qui puissent accéder au nectar sécrété à la base du tube et réaliser la pollinisation du stigmate. Parmi les insectes indigènes il n'y a que les *Lépidoptères Sphingidés* qui soient munis d'une trompe de cette taille

et dont la longueur varie d'ailleurs avec les espèces considérées. Ainsi, KNUTH (32, vol. 1, p. 202/14) rapporte que la longueur de la trompe est de 16 à 20 mm chez *Macroglossa stellatarum;* de 37 à 43 mm, chez *Sphinx ligustri;* de 65 à 80 mm chez *Sphinx convolvuli.* Aussi le même auteur range-t-il (2/1 p. 535) le genre *Morina* parmi les fleurs adaptées aux Lépidoptères volant au crépuscule.

Pendant la journée nous avons remarqué que les fleurs de *Morina* étaient visitées par des insectes (Diptères Syrphidés) ne récoltant (ou ne mangeant) que du pollen. A cet effet, leur tête était placé en face des anthères, donc très loin du stigmate qui ne risquait pas d'être pollinisé dans ces conditions. Un insecte susceptible de polliniser le stigmate dominant les anthères ne peut être qu'un insecte à trompe longue qui, cherchant à puiser le nectar au fond de la corolle, sera amené à porter son corps *velu* au contact de la surface stigmatique (Lépidoptères précités).

Les fleurs de l'individu étudié par nous s'épanouissent régulièrement vers la fin de l'après-midi: entre 18 heures et 19 heures la plante était à l'ombre et la température entre 20 à 25°. Pendant toute la durée de la soirée et du début de la nuit, les styles s'étaient maintenus dans la même position qu'au moment de l'épanouissement. Vers 23 heures, cependant, les styles commençaient à s'incurver légèrement. Mais dès le lendemain matin (notre première observation ayant été faite à 6 heures et demie), *ils étaient fortement incurvés en avant*, amenant ainsi le stigmate au contact des anthères en déhiscence. Le stigmate garda cette position jusqu'à la chute de la fleur (fig. 56).

Pour approfondir davantage la nature de ce *mouvement androtrope*, nous avons pollinisé artificiellement, avec du pollen du même pied, le stigmate d'une fleur qui venait juste d'éclore: stigmate qui, par conséquent, était porté par un style entièrement droit. Cette expérience a été réalisée au cours de la soirée du 10 juin. Pendant toute la journée du 11 juin, le style, dont le stigmate avait été pollinisé artificiellement, *ne s'est nullement incurvé*, mais s'est maintenu dans la position qu'il avait au moment de l'épanouissement de la fleur. Toutes les fleurs témoins, non pollinisées, présentaient, par contre, dès le lendemain matin (11 juin), des styles incurvés avec leurs stigmates au contact des anthères. Dans la matinée du 12 juin, la fleur traitée comme il a été dit précédemment, et voisine de sa chute, présentait son style recourbé, mais le stigmate ne touchait pas les anthères; le phénomène semblait avoir pour cause le flétrissement de l'organe. Cette expérience de pollinisation artificielle a été répétée plusieurs fois en 1936 comme en 1937 et toujours avec le même résultat.

Nous avons tenu à savoir si du pollen étranger, ou même une *excitation mécanique*, étaient capables de provoquer des résultats analogues. Il nous a été facile de constater que le pollen étranger *(Hemerocallis)*, pas plus qu'une excitation mécanique des tissus stigmatiques, n'étaient nullement susceptibles de suspendre le mouvement androtrope.

Ce mouvement androtrope, qui entraîne l'autogamie par courbure du style et la mise en contact du stigmate avec le pollen de la même fleur, a été signalé par HILDEBRAND chez *Morina elegans* et par KERNER chez *Morina persica*. Nous étendons cette observation à *Morina longifolia* WALL. Cette particularité a été également signalée ailleurs dans le règne végétal. Ainsi DUCHATRE (**15**, p. 732), en parlant des mouvements effectués par les organes reproducteurs, rapporte que les styles des Nigelles se recourbent pour abaisser fortement les stigmates. Il en est de même chez différentes espèces de *Tricyrtes, Oenothera, Epilobium;* chez plusieurs Rhinanthées, Caryophyllacées, Renonculacées, ainsi que chez la plupart des Malvacées. — Chez les Rhinanthées, comme *Rhinanthus minor, Trixago apula, Melampyrum pratense* et *Euphrasia minima*, le phénomène se passe d'une façon identique à celui décrit chez *Morina*, à cette différence près que le stigmate, au lieu de s'appliquer contre l'étamine, vient se placer au-dessus des anthères pour recueillir le pollen farineux. Chez les Caryophyllacées, comme *Lychnis alpina, Alsine Gerardi, Cerastium arvense, Cerastium lanatum, Stellaria graminea, Holostea*, les stigmates à la suite d'une courbure convenable, savent se procurer le pollen peu peu de temps avant le flétrissement des fleurs (KERNER, **32**, V 2, pp. 348 à 351). Plus récemment ULLRICH (**51**, p. 154) découvre et décrit les mouvements harmonieux qu'accomplissent les étamines et le style de certaines Gesnéracées du genre *Columnea*.

Toutes les fleurs d'une inflorescence de *Morina longifolia* ne se comportent pas comme celles dont nous venons de tracer l'histoire biologique. En effet, à côté de celles que nous connaissons et dont le style, droit, *au moment de l'épanouissement de la fleur*, porte le stigmate à 2 mm environ au-dessus de l'androcée (fleurs longistylées), il convient de citer celles dont le style ne dépasse pas le complexe des anthères (fleurs brévistylées). Le stigmate de ces dernières se trouve par conséquent engagé, dès l'ouverture de la corolle, dans l'espace très étroit qui sépare les deux anthères — et, dans ces conditions, l'autofécondation est fatale.

Une troisième catégorie de fleurs de *Morina longifolia* est celle qui est caractérisée par ce fait que, dès l'ouverture de la corolle, et même avant, le style est déjà recourbé et a amené le stigmate au contact des anthères en déhiscence.

Les figures 55 et 56 représentent deux fleurs longistylées, l'une peu de temps après l'épanouissement de la corolle, l'autre au lendemain de l'éclosion.

Fig. 55 56

Fig. 55 et 56. — *MORINA LONGIFOLIA. — Mouvements du style dont le stigmate s'applique contre deux anthères. — Gross. 4 environ.*

Une autre particularité intéressant la biologie florale de *Morina longifolia* est le *changement de couleur* qui s'opère dans les pétales de cette plante. Au moment où la fleur s'épanouit, ses pétales sont complètement blancs. Dès la matinée du deuxième jour, une coloration rosée les envahit : coloration qui s'intensifie au cours de la journée. Pendant le troisième jour, cette coloration devient d'un rouge très vif. Vers le soir du troisième jour, les corolles sont fanées et leur chute s'accomplira le plus souvent dès le lendemain. Aussi les corolles au moment de leur chute sont-elles rouges. D'après HILDEBRAND (25) les fleurs de *Morina elegans* subiraient le même changement de coloration. Cet auteur croit y voir un moyen d'attraction des insectes et il ajoute: quand la coloration la plus intense ne les attire pas, l'autogamie s'effectue. A ceci nous répondons que, pour nos exemplaires, l'autofécondation s'effectuait bien avant que le maximum d'intensité de coloration ait été atteint.

Nous avons cherché à savoir si cette pigmentation rouge-vif des tissus de la corolle était en rapport avec la fécondation. A cet effet nous avons réséqué la partie supérieure du style, un peu au-dessous du renflement stigmatique. La pollinisation tant autogamique qu'allogamique était donc exclue et cependant la coloration suivait sa marche habituelle. Ce phénomène de changement de coloration s'observe pour les fleurs stériles aux organes reproducteurs avortés de *Hydrangea*. Les fleurs primitivement blanches deviennent

rouges. Ce changement dans la coloration ne peut donc pas être liée aux phénomènes de la fécondation.

Résumé

Les traits essentiels concernant la *biologie florale* de *Morina longifolia* sont les suivants : les fleurs sont homogames, mais la disposition des sporophylles est telle que la pollinisation ne peut avoir lieu que grâce à l'intervention de Lépidoptères à trompe particulièrement allongée. — Dans le cas où ces agents de la pollinisation croisée font défaut, l'autogamie se réalise par l'intermédiaire d'un mouvement androtrope : le style s'incurve et amène le stigmate au contact des anthères en déhiscence. — Ce mouvement peut être suspendu à la suite d'une pollinisation artificielle du stigmate.

Au cours de l'anthèse, les fleurs de *Morina longifolia* changent de coloration: blanches au moment de l'épanouissement (soir), elles deviennent rosées dès le lendemain. Cette coloration va en s'accentuant pour atteindre, à la fin de l'anthèse, un rouge très vif. — Cette modification dans la pigmentation de l'appareil floral semble indépendant des phénomènes de la fécondation: elle a également lieu dans le cas où on a procédé à la résection du style.

RESUME ET CONCLUSIONS

Arrivé à la fin de cet exposé sur la morphologie et la biologie florale des Dipsacacées, il nous paraît indispensable de jeter un coup d'œil sur l'ensemble des résultats obtenus en vue de les synthétiser et d'en déduire des conclusions générales.

La biologie florale des Dipsacacées (le genre *Morina* mis à part) semble être en effet dominée par les trois séries de faits suivants:

1° L'existence d'inflorescences en capitules formés de fleurs protandres adaptées à la pollinisation croisée entomophile;

2° Le mode de propagation des ondes d'épanouissement à la surface des capitules;

3° La durée du stade neutre ou asexué des fleurs.

1. — L'ensemble des Dipsacacées que nous venons de passer en revue sont toutes caractérisées par des *inflorescences en capitules.* Les fleurs, de dimensions réduites, donc peu apparentes, se groupent en un appareil vexillaire très voyant. Cylindroïdes, discoïdes ou globuleux, ces inflorescences sont toutes intensément colorées en bleu *(Knautia, Succisa)*, en jaune fleur de soufre *(Cephalaria)*, en un blanc jaunâtre ou bleuté *(Dipsacus)*. — Une telle inflorescence doit être considérée comme une véritable *collectivité florale,* une *entité biologique* à l'intérieur de laquelle chaque élément ou fleur se comporte suivant des lois dictées par l'ensemble et utiles à l'ensemble. Nous savons, en effet, qu'une fleur d'un capitule de Dipsacacée ne se comporte pas d'une façon quelconque, mais de manière à former avec l'ensemble un tout harmonieux: une fleur ne s'épanouit pas à un moment insolite, mais bien « *à son tour* ». Il en est de même du mouvement staminal. Le stigmate, lui aussi, ne devient réceptif et ne se pollinise qu'à un moment nettement déterminé. — Rien ne saurait déranger la régularité des rapports chronologiques existant entre les différents membres de cette collectivité. [1])

Rappelons à cet effet la particularité que voici : dans un capitule qui comporte à côté de fleurs hermaphrodites des fleurs unisexuées femelles, ces dernières ne se conduisent pas comme à l'intérieur d'un capitule intégralement unisexué femelle où la mar-

[1]) Doll, (14) en étudiant l'influence des agents physiques sur le mode d'épanouissement des fleurs de *Knautia arvensis,* est arrivé à constater qu'une température de 26° intervertit complètement l'état de choses : l'onde d'épanouissement se propage du centre vers la périphérie.

che des phénomènes est rapide. En effet, elles règlent la durée de leur anthèse sur celle de leurs congénères hermaphrodites (p. 68).

Pour l'ensemble des espèces étudiées, sauf en ce qui concerne les fleurs apicales de *Dipsacus silvestris*, la pollinisation autogamique est rendue très difficile, sinon impossible; c'est en effet la pollinisation allogamique par l'intermédiaire des insectes qui tend à vouloir s'imposer partout. Plusieurs dispositifs semblent en faveur de cette dernière modalité de pollinisation: Rappelons tout d'abord cet « *appareil d'affichage* » qu'est le capitule des Dipsacacées qui, par ses couleurs voyantes, semble vouloir inviter les insectes (Hyménoptères, Diptères, Lépidoptères) à venir goûter le nectar sécrété à la surface de la paroi ovarienne. — Le fait qui veut que l'appareil sexuel mâle arrive à maturité avant l'appareil femelle, la dichogamie protandre, et qui réalise ainsi une véritable séparation des sexes dans le temps ne plaide guère en faveur d'une pollinisation directe. Cette protandrie s'étend d'ailleurs, dans le cas des espèces des genres *Knautia*, *Succisa* et *Cephalaria*, aux capitules eux-mêmes. Ces derniers passent d'abord par un stade exclusivement mâle suivi d'un stade exclusivement femelle. Donc, à côté d'une protandrie intéressant les fleurs prises isolément et indépendemment les unes des autres, nous notons également une protandrie intéressant l'ensemble des éléments d'une inflorescence.

Les insectes tout en venant chercher le nectar au fond des corolles, chargent leur corps velu du pollen d'une fleur ou d'un capitule au stade mâle, pour le déposer sur le stigmate d'une fleur ou d'un capitule au stade femelle. Les particularités anatomiques du pollen sont tout indiquées pour favoriser un tel transport: les grains de diamètre relativement important (60 à 100) comportent une exine finement échinulée; de plus ces grains légèrement visqueux adhèrent assez facilement les uns aux autres.

La position particulière des anthères en déhiscence, ainsi que celle des stigmates nubiles, peut encore être interprétée comme une adaptation avantageuse pour la pollinisation croisée. Ces deux catégories d'organes sexuels s'étalent, en effet, plus ou moins largement au-dessus du niveau de la corolle, offrant le pollen ou les lobes stigmatiques aux insectes visiteurs.

Enfin, le *mouvement staminal successif* particulièrement accusé dans le genre *Knautia* semble avoir pour but de prolonger la durée de l'état mâle et de contribuer ainsi à une dispersion plus grande des grains de pollen; il circulera ainsi un plus grand nombre d'insectes chargés de pollen. Quand on sait en plus, que le pollen des Dipsacacées, en raison de sa tension osmotique, éclate au contact d'une gouttelette d'eau, une seule pluie pourrait perdre tout le pollen dans le cas d'une déhiscence simultanée, le mode successif de l'épanouissement des étamines semble encore être un avantage.

Quoi qu'il en soit de l'ensemble de ces dispositifs qui paraissent propres à faciliter l'allogamie et à interdire l'autogamie, il semble cependant assez dangereux de se laisser aller par trop à des spéculations finalistes. Ainsi M. MARTENS (38), dans son étude sur la biologie florale de *Parnassia palustris* critique vivement ces « *adaptations* » au croisement. Chez cette plante comme chez *Knautia* le mouvement staminal est successif et le pollen est détruit par l'action de la pluie. A propos du développement de l'androcée M. MARTENS dit qu'*il est exact que ce développement successif augmente, pour chaque fleur, la durée de floraison et donc ses chances d'être visitée; mais cette remarque ne vaut que pour la période « mâle », donc pour les fleurs fournissant du pollen aux visiteurs. Il y aura exactement autant de visites de fleurs au « stade femelle » (stigmates étalés), que les cinq étamines s'ouvrent simultanément ou qu'elles le fassent successivement. Or c'est des visites au stade « femelle » que dépend la fécondation croisée.* — A propos de l'action nocive de la pluie sur le pollen du *Parnassia palustris*, ce même auteur continue: *Dans une prairie où vivent les Parnassies, il y a des fleurs à tous les stades de floraison; qu'il y ait maturité simultanée ou successive des anthères, le nombre total d'anthères ouvertes et donc la quantité totale de pollen offerte aux Diptères sur leur terrain de chasse, seront pratiquement les mêmes. Et cela quelque soit le régime des pluies ; dans le premier cas, une pluie sera cinq fois plus fatale au pollen de certaines fleurs, mais le sera à cinq fois moins de fleurs, puisque la durée d'exposition est réduite d'autant.*

S'il convient donc d'être circonspect dans l'interprétation de ces dispositifs qui, à première vue, semblent favoriser la pollinisation croisée, il est néanmoins un fait indiscutable, c'est que cette pollinisation croisée existe. Nous ne pouvons plus aujourd'hui, vu nos connaissances sur la sexualité des plantes supérieures, partager les vues de DARWIN et admettre qu'un tel mode de pollinisation est avantageux pour l'espèce dans ce sens qu'elle donne naissance à des descendants l'emportant en taille et en vigueur sur ceux issus de l'autofécondation. La science actuelle nous apprend, en effet, que les espèces pures ne tirent aucun avantage du croisement.

Sans vouloir pénétrer plus avant dans de telles considérations sur l'utilité de cette pollinisation croisée, rappelons-nous cependant que nous avons établi ailleurs (28) que les représentants de la famille des Dipsacacées sont en marche vers l'unisexualité. Un des états intermédiaires entre le stade de départ hermaphrodite et le stade d'arrivée unisexué étant la gynodioecie, c'est-à-dire un état sexuel qui comporte l'existence, à côté de pieds hermaphrodites, de pieds unisexués femelles. Si dans le cas d'un individu hermaphrodite, l'autogamie peut se concevoir, au moins théoriquement,

elle s'exclut d'emblée dans le cas des pieds femelles d'une espèce gynodioïque. Là, le transport de l'élément fertilisant mâle devient une nécessité. Plus encore, le jour où la diclinie sera intégralement atteinte, où il n'existera plus que pieds mâles et pieds femelles, la fécondation croisée entomophile, telle que nous l'observons aujourd'hui, sera pleinement justifiée. Donc, quoi qu'il en soit de ce mode de pollinisation croisée chez les Dipsacacées, nous pouvons affirmer que c'est la modalité la mieux adaptée à ce groupe de végétaux en évolution vers la diœcie, car, quel que soit l'état sexuel atteint au cours de cette progression phyllogénétique, le mode de pollinisation que nous venons de décrire s'effectuera toujours avec le maximum de rendement.

2. — *Le mode de propagation des ondes d'épanouissement* à la surface des capitules permet de séparer *Dipsacus silvestris* et *Dipsacus laciniatus* des autres espèces qui ont fait l'objet de cette étude. Les deux espèces de *Dipsacus* citées sont caractérisées par des modalités d'épanouissement très voisines : trois ondes d'épanouissement entrent en jeu : deux à marche ascendante, originaires l'une de la zone moyenne, l'autre de la zone basale; la troisième, centrifuge, issue de la zone moyenne, se dirige vers la zone basale et marche donc à la rencontre de l'onde basale centripète. Ce mode d'épanouissement a été rencontré régulièrement chez *Dipsacus laciniatus*, exceptionnellement chez *Dipsacus silvestris*. Habituellement, les capitules de cette dernière espèce ne sont parcourus que par les deux ondes issues de la zone moyenne; la seule différence réside donc dans l'absence de l'onde basale.

Les autres espèces, y compris *Dipsacus pilosus*, sont toutes caractérisées par la présence de deux ondes d'épanouissement : elles sont à direction centripète et proviennent, l'une de la zone périphérique, l'autre de la zone moyenne.

Ces trois mouvements d'épanouissement sont schématisés par les trois figures ci-dessous :

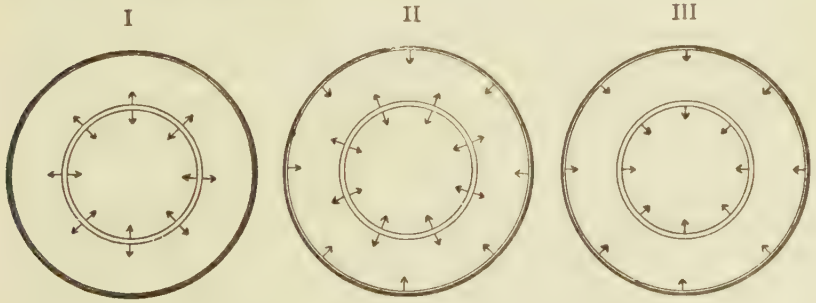


Fig. 57 58 59

Fig. à 56. — *Schémas montrant le sens de propagation des ondes d'épanouissement dans les capitules des diverses Dipsacacées.*

Ces divers modes d'épanouissement ne semblent donc nullement caractéristiques d'un genre, mais plutôt de la forme du capitule : les capitules cylindroïdes de *Dipsacus silvestris, Dipsacus fullonum* et *Dipsacus laciniatus* obéissent aux schémas I ou II. *Dipsacus pilosus,* avec ses capitules globuleux, ainsi que les autres espèces citées avec des capitules tantôt globuleux, tantôt discoïdes, obéissent au schéma III. Il semble donc, en dernière analyse, que le mode d'épanouissement des fleurs d'un capitule soit en rapport avec la topographie de ce capitule, plutôt qu'avec la position systématique de l'espèce.

3. — *La durée du stade neutre.* — A plusieurs reprises, nous avons défini le stade neutre d'une fleur de Dipsacacée comme étant le laps de temps qui s'écoule depuis le moment où les derniers grains de pollen sont enlevés jusqu'au moment où le stigmate devient apte à recevoir l'agent fertilisant.

Nos recherches nous ont permis de distinguer deux cas :

1) celui où la durée de l'état neutre est la même pour chacune des fleurs d'une inflorescence;
2) celui où la durée de l'état neutre dépend de la position de la fleur à la surface d'un capitule.

Dans la première catégorie, nous avons à ranger les espèces appartenant au genre *Dipsacus,* telles *Dipsacus silvestris, Dipsacus laciniatus* et *Dipsacus pilosus :* la durée du stade neutre est réduite; elle est de 5 à 6, de 24 heures au plus, suivant les espèces. Une fois pollinisée, une fleur de Dipsacacée, quelle que soit l'espèce à laquelle elle appartienne, tombe au bout de 24 heures environ. Or, comme plusieurs jours sont nécessaires aux ondes d'épanouissement pour parcourir leurs territoires respectifs, il en résulte qu'à aucun moment de l'anthèse d'un capitule des trois espèces de *Dipsacus* la surface de ces capitules n'est recouverte de fleurs toutes épanouies, comme cela se remarque chez d'autres plantes de cette famille : telles les Scabieuses. En effet, dès que les ondes d'épanouissement sont en progression à la surface de capitules du genre Dipsacus, on y distingue trois catégories de régions : une région déjà balayée par l'onde contenant de jeunes fruits en formation, les corolles étant tombées; une région caractérisée par des fleurs épanouies, et enfin une région à boutons floraux.

Nous rappelons que l'action des parasites peut changer de fond en comble ce tableau : chez *Dipsacus pilosus* attaqué par *Peronospora violacea* (**28**, p. 169), les fleurs épanouies ou entr'ouvertes ne tombent pas après le délai normal; il en résulte des capitules d'aspect étrange où l'ensemble des fleurs sont épanouies au même moment. Ces corolles persistent à la surface du capitule, se rident, brunissent et s'y désorganisent complètement. Un cas semblable est

à signaler pour *Dipsacus silvestris*, à cette différence près que l'agent causal du phénomène n'a pas encore été déterminé (**28**, p. 173).

Il en va tout autrement dans le cas des capitules où la durée de l'état neutre dépend de la position de la fleur à la surface du capitule. Il en est ainsi chez *Knautia arvensis* et *Knautia silvatica;* chez *Succisa pratensis* et *Cephalaria tatarica.* En effet, chez ces plantes, l'état femelle s'installe simultanément pour l'ensemble des fleurs du capitule à un moment où la fleur la dernière épanouie a déjà dépassé le stade mâle. Nous savons qu'il y a une légère restriction à faire à l'égard de certains capitules de *Cephalaria tatarica* (p. 137). Comme il en est ainsi, les fleurs les premières écloses, après avoir passé le stade mâle, persisteront au stade neutre jusqu'au moment où la fleur épanouie la dernière a répandu son pollen. A ce moment seulement, l'ensemble des fleurs passe au stade femelle. La pollinisation du stigmate a lieu et l'ensemble des fleurs tombe environ 24 heures après. La durée du stade neutre est donc maxima pour les fleurs appartenant aux zones périphérique et moyenne, c'est-à-dire les premières écloses; elle est minima pour les zones les dernières écloses : les fleurs des zones sous-moyenne et centrale. Ce phénomène entraîne cette particularité que, pour ces quatre espèces envisagées, il arrive un moment où les fleurs d'un capitule se trouvent toutes épanouies simultanément.

Une autre conséquence qui découle des faits que nous venons d'exposer est que, dans les capitules du premier groupe, l'allogamie par gitonogamie intra-capitulaire est possible. Le pollen des fleurs de l'onde frontale peut être amené sur les stigmates nubiles des fleurs de la partie postérieure de l'onde : à l'intérieur d'un tel capitule l'appareil sexuel mâle d'une fleur arrive à maturité en même temps que l'appareil sexuel femelle d'une autre fleur. Il en est tout à fait autrement chez les capitules du deuxième groupe : les stigmates ne deviennent réceptifs qu'après la cessation du stade mâle de la fleur épanouie la dernière : il y a séparation complète des sexes à l'intérieur d'un même capitule, aussi la xénogamie devient-elle de rigueur. A un stade exclusivement mâle succède un stade exclusivement femelle. Un léger chevauchement de ces deux états sexuels l'un sur l'autre peut toutefois se remarquer dans certains capitules de *Cephalaria tatarica.*

Si, en fin de compte, nous nous tournons vers *Morina longifolia*, dans le but de mettre en parallèle les phénomènes se passant dans ses organes floraux et ceux que nous venons d'étudier chez d'autres espèces, nous serons étonnés des grandes divergences qui vont surgir entre ces deux groupes de plantes. Chez *Morina*, en effet, l'inflorescence n'est plus en capitules, mais en cymes bipares contractées en glomérules. Les fleurs ne sont plus dichogames protandres, mais franchement homogames. Le style, chose singulière,

est susceptible de réaliser des mouvements androtopes au service de l'allogamie, dans le cas où les agents de la pollinisation font défaut.

Quelqu'accentuées que soient les différences séparant, tant au point de vue morphologique qu'au point de vue biologique, les fleurs de cette espèce de celles étudiées plus haut, il est néanmoins des particularités d'ordre cytologique qui établissent un lien très apparent entre les espèces du genre Morina et les autres représentants des Dipsacacées. Nous avons, en effet, établi ailleurs (**28**, p. 148) la grande ressemblance qui existe entre ces divers végétaux et qui est relative aux phénomènes nucléaires s'accomplissant au niveau du gamétophyte mâle de ces espèces. Le grain de pollen de *Morina longifolia*, assez particulier quant à sa morphologie externe, est trinucléé comme celui de toutes les autres Dipsacacées; il comporte un noyau végétatif et deux cellules gamètes se transformant au cours de la maturation du grain en deux noyaux gamètes. Le sort si curieux du noyau végétatif ne diffère en rien de celui des autres Dipsacacées : irruption du contenu nucléolaire dans le nucléoplasme du noyau; passage de cette substance à travers la membrane et sa dissémination dans le cytoplasme du grain; pendant ce temps, la membrane nucléaire se plisse intensément et ne tarde pas à se désorganiser. Dans le grain de pollen mûr, le noyau végétatif est en état de désintégration très avancée.

Donc, malgré les divergences de morphologie et de biologie florale, il y a superposition intégrale dès que l'on s'adresse à la phase haploïde moins exposée que le sporoplyte à subir les influences venant du dehors.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1) ALFKEN (D.) — Erster Beitrag z. Insektenfauna der Nordseeinsel Juist. — *Bt. Zentralbl.* — Bd. 48, 1891, p. 46.

2) BONNIER (G.) — Les Nectaires. Etude critique, anatomique et physiologique. — *Ann. Ss. Nat.* — T. VIII, 1879, pp. 1-213.

3) — Flore complète illustrée en couleurs de France, Suisse et Belgique. — E. Orlhac, Paris.

4) BRAUN (W.) — Die Haploidengeneration der Dipsaceen und ihre Bedeutung für die systematische Stellung dieser Familie. — *Inaug. Dissertat.* — Berlin, 1929.

5) COSTE (H.) — Flore descriptive et illustrée de la France. — Klincksieck, Paris, 1903.

6) COULTER (Th.) — Mémoire sur les Dipsacées. — *Mém. de la Soc. de Physique et d'Histoire Naturelle de* Genève. — T. II, 2e partie, 1824, pp. 13-62.

7) DARWIN (Ch.) — Bees and Fertilisation of Kidney Beans. — *The Garderners Chronicle.* — Oct. 1857, p. 725.

8) — On the agency of Bees in the fertilisation of Papilionaceous flowers. — *The Garderners Chronicle.* — Nov. 1858, p. 828.

9) — Die verschiedenen Einrichtungen durch welche Orchideen durch Insekten befruchtet werden. — Trad. par J. V. Carus. — Stuttgart, 1899.

10) — Des effets de la fécondation croisée et de la fécondation directe dans le règne végétal. — Trad. par E. Heckel. — C. Reinwald, Paris, 1877.

11) — Les différentes formes de fleurs dans les plantes de la même espèce. — Trad. par E. Heckel. — C. Reinwald, Paris, 1878.

12) DELPINO (F.) — Sull'opera « La distribuzione dei sessi nelle piante » del Prof. F. Hildebrand. — Milano, 1867.

13) — Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. — Milano, Pt. I 1868, 1869, Pt. II fasc. I 1870, fasc. II 1875. — Estratto degli *Atti della Soc. Ital. delle Sci. Nat. in Milano,* Vol. XI et XII.

14) DOLL (W.) — Beiträge zur Kenntnis der Dipsaceen u. Dipsaceenähnlicher Pflanzen. — *Bot. Archiv.* — 17, 18, 1927, pp. 107-146.

15) DUCHATRE (P.) — Eléments de Botanique. — Paris, Baillière, 1885.

16) ENGLER (A.) — Die natürlichen Pflanzenfamilien.

17) GUEGUEN (P.) — Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames-Dipsacacées. — *Journal de Bot.* — 16, 1902, pp. 300-303.

18) GUNTHART (A.) — Blütenbiologische Untersuchungen. Beiträge zur Blütenbiologie der Dipsaceen. — *Flora.* — 93, 1904, pp. 199-250.

19) HEGI (G.) — Illustrierte Flora von Mitteleuropa. — Lehmann, München.

20) HEINSIUS (H. W.) — Hijdrage tot de Kennis d. best. v. inland bloemen door insecten. — Acad. Proefschr. Groningen, 1890.

21) — Eenige waarnem en beschonw. over de bestiuving v. bloemen d. Nederlandsche Flora door insecten. — *Bot. Jaarbock Dodonaea.* — IV, 1892, pp. 54-144.

22) HILDEBRAND (F.) — Ueber die Befruchtung der Salbei-Arten durch Insekten. — *Bonn. Sitz Ber. Niederrhein Ges.* — 1864, pp. 54-56.

23) — Ueber die Befruchtung von *Aristolochia Clematitis* und einiger andern *Aristolochia-Arten.* — *Pringsh. Jahrb.* — Bd. V, 1867, pp. 343-358.

24) — Ueber die Notwendigkeit der Insektenhülfe bei der Befruchtung von *Corydalis cava.* — *Pringsh. Jahrb.* — Bd. V, 1866-1867, pp. 359-363.

25) — Weitere Beobachtungen über die Bestäubungsverhältnisse an Blüthen. — *Botan. Zeitg.* — XXVII, 1869, pp. 489-491.

26) — Ueber die Geschlechtsverhältnisse bei den Compositen. — *Novorum Actorum Acad. Caes. Leopold-Carol. German. Naturae Curiosorum.* — T. XXXV, Dresden, 1869.

27) ISSLER (E.) — Les Associat. vég. des Vosges mérid. et de la plaine rhénane avois. : A) Les associations d'arbres feuillus. — Decker, Colmar, 1924.

28) JAEGER (P.) — Etude de la Sexualité chez les Dipsacacées. — Nancy, 1937.

29) KIRCHNER (O. von) — Flora von Stuttgart und Umgebung mit besond. Berücksichtigung der pflanzenbiolog. Verhältnisse. — E. Ullmer, Stuttgart, 1888.

30) — Blumen und Insekten: Ihre Anpassungen aneinander und ihre gegenseitige Abhängigkeit. — Teubner, Leipzig-Berlin, 1911.

31) KERNER (A.) — Vorläufige Mitteilungen über die Bedeutung der Asyngamie für die Entstehung neuer Arten. — *Bericht des naturw.-mediz. Vereins.* — Innsbruck, 1875, B, pp. 7-11.

32) KERNER (A. von Marilaun) — Pflanzenleben. — Leipzig, Vol. 2, 1891.

33) KOELREUTER (J. G.) — Vorläufige Nachricht. von einig. das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. — Leipzig, 1761, nebst Fortsetzungen 1, 2 u. 3, Leipzig, 1763, 1764 u. 1766.

34) KNUTH (P.) — Handbuch der Blütenbiologie. — Engelmann, Leipzig, 1898.

35) LOEW (E.) — Blütenbiolog. Floristik. — F. Enke. Stuttgart, 1894.

36) — Einführung in d. Blütenbiolog. auf histor. Grundlage. — F. Dummler, Berlin, 1895.

37) MARTENS (P.) — L'autogamie chez l'Orchis et chez quelques autres Orchidées. — *Bull. Soc. Roy. de Botan. de Belgique.* — T. LIX, fasc. I, 1926.

38) — Pollinisation et Biologie florale chez *Parnassia palustris.* — J. Duculot, Gembloux, 1936.

39) MULLER (H.) — Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. — Engelmann, Leipzig, 1873.

40) NAEGLI (C. V.) — Mechanisch.-physiologische Theorie der Abstammungslehre. — München, 1883.

40bis) PÉCHOUTRE (F.) — Biologie florale. — Encyclop. scientif. — G. Doin, Paris, 1909.

40ter) PORSCH (O.) — Methodik der Blütenbiologie. — Handb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. XI, t. I. — 1921-1924, pp. 395-400.

41) REHMANN (A.) — Einige Notizen über die Vegetation der nördl. Gestaden des Schwarzen Meeres.

42) ROUY (G.) — Flore de France. — Paris, 1903, t. VIII.

43) SCHLETTERER (Aug.) — Die Bienen Tirols. — *12. Jahresbericht d. K. K. Staats-Unterrealschule in Wien,* 1887.

44) — Zur Bienen-Fauna des südl. Istrien. — *Programm d. K. K. Staats-Gymnasiums in Pola*, 1895.

45) SCHULZ (Aug.) — Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. — *Bibliotheca Botanica.* — Kassel, Heft Nr. 10, pp. 1-103, u. 1890, Heft Nr. 17, pp. 1-224.

46) SPRENGEL (Chr.-K.) — Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. — Fr. Vieweg, Berlin, 1793.

47) SZABO (Z. v.) — Monographie der Gattung *Knautia.* — *Inaugural Dissertat.* — Leipzig, 1905.

48) — A Knautia Génusz. monographiàja. — Budapest, 1911.

49) — The development of the flower of the Dipsacaceae. — *Ann. of Botany.* — 37, 1923, p. 329.

50) TIEGHEM (Ph. van) — Remarques sur les Dipsacacées. — *Ann. sc. nat., Bot.* — Série IX, 10, 1909, pp. 148-200.

51) ULLRICH (H.) — Ueber die Bewegungen der Staubfäden und des Griffels bei Columneen. — *Planta.* — 24, 1935, pp. 154-159.

52) VAUCHER (J. P.) — Hist. physiolog. des plantes d'Europe. — Paris, 1841.

53) WALLACE (R.) — La sélection naturelle, 1872.

54) WETTSTEIN (R. v.) — Saison-Dimorphismus und Bildung neuer Arten im Pflanzenreiche. — *Ber. d. D. Bot. Ges.* — pp. 13, 1895, pp. 303-313.

55) — Untersuch. über den Saison-Dimorphismus im Pflanzenreich. — *Denkschr. d. math.-naturwiss. Klasse der Kais. Akad. d. Wiss.* — Wien, Bd. LXX, 1900.

Table des Matières

Introduction 1

Chapitre I. — Genre Dipsacus 7

Sous-Chapitre I. — *Dipsacus silvestris* 7
Morphologie Florale 7
Biologie Florale 10

Sous-Chapitre II. — *Dipsacus laciniatus* 21
Morphologie Florale 22
Biologie Florale 25

Sous-Chapitre III. — *Dipsacus pilosus* 35
Morphologie Florale 36
Biologie Florale 39

Chapitre II. — Genre Knautia 46

Sous-Chapitre I. — *Knautia silvatica* 46
Morphologie Florale 46
Biologie Florale 51

Sous-Chapitre II. — *Knautia arvensis* 73
Dimorphisme saisonnier 73
Morphologie Florale 78
Biologie Florale 81

Chapitre III. — Genre Succisa — *Succisa pratensis* 111
Morphologie Florale 112
Biologie Florale 114

Chapitre IV. — Genre Cephalaria — *Cephalaria tatarica* ... 124
Morphologie Florale 124
Biologie Florale 128

Chapitre V. — Genre Morina — *Morina longifolia* 140

Résumé et Conclusions 146

Index Bibliographique 153

IMPRIMERIE « ALSATIA », COLMAR

Vu, Strasbourg, le 8 Juillet 1937

Le Président du Jury :

P. LAVIALLE

Vu et approuvé :

Strasbourg, le 19 Juillet 1937

Le Doyen de la Faculté de Pharmacie :

A. SARTORY

Vu et permis d'imprimer :

Strasbourg, le 26 Juillet 1937

Le Recteur de l'Académie,

Président du Conseil de l'Université :

J. DRESCH

PLANCHE I

PLANCHE II

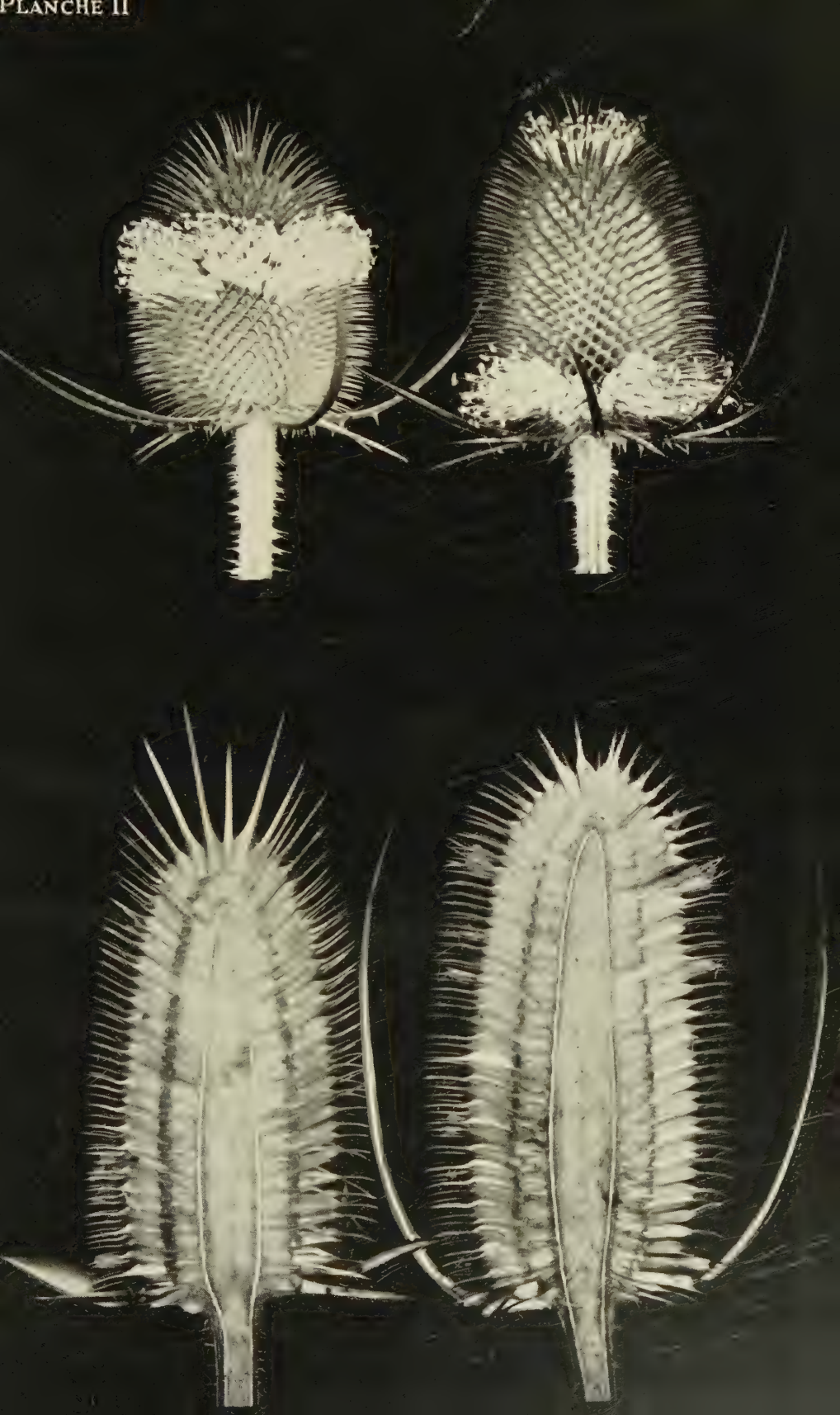
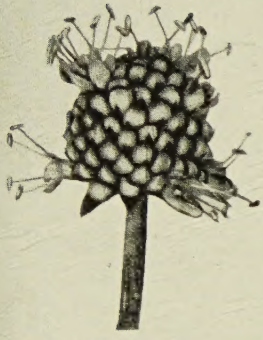
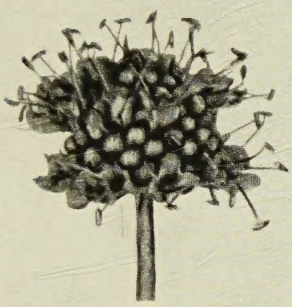
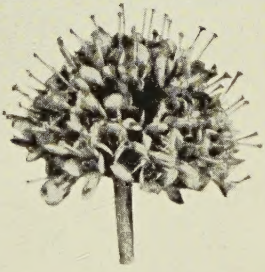
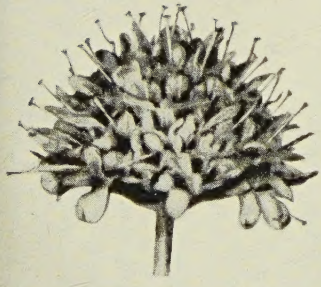
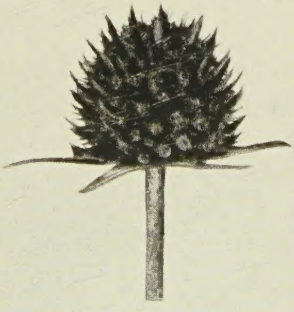



PLANCHE IV